Trockenresistenz und Immissionshärte der Fichte

(Picea abies L. Karsten)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Bartel Klein
1981

Trockenresistenz und Immissionshärte der Fichte

(Picea abies L. Karsten)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Bartel Klein
1981

1. Berichterstatter: Prof. Dr. A. v. Schönborn

2. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Koch

3. Berichterstatter: Prof. Dr. K. Kreutzer

Tag der Verkündung des Prüfungsergebnisses: 29. Juli 1981

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Inhaltsverzeichnis

		Seite
	Vorwort	
1	Einleitung und Problemstellung	1
1.1	Notwendigkeit der Resistenzforschung	1
1.2	Resistenz - Begriff und Formen; Trockenresistenz	2
1.3	Hauptansatzpunkte dieser Forschungsarbeit	4
1.3.1	Aufgabe und Zielsetzung	4
2	Pflanzenmaterial und Methodik	6
3	Statistische Auswertung	9
4	Trockenresistenzversuche	11
4.1	Methodik	
4.1.1	Versuchsmäßige Erfassung der in der Natur vorkommenden Trockenstressituationen	11
4.1.2	Material	12
4.1.3	Methodik der Trockenresistenzversuche	
4.1.4	Registrierung der Witterungsbedingungen	
4.2	Ergebnisse der Trockenresistenzversuche	14
4.2.1	Schadsymptome	
4.2.2	Regenerationsvermögen	14
4.2.3	Überlebensrate	15
4.2.3.1	Kriterien für die Überlebensrate	
4.2.3.2	Rangfolgen der Klone im Nadelabfall und in der Überlebensrate	15
4.2.3.3	Wirkung von unterschiedlich starkem Trockenstress	18
4.2.3.4	Wertung der nach verschiedenen Forschungszwecken ausgelesenen Klongruppen	19
4.2.4	Überdauerungsvermögen	20
4.2.5	Zusammenfassendes Ergebnis der verschiedenen Trockenresistenzversuche	23
4.2.5.1	Resistenzverhalten von Stecklingen bei unterschiedlichem Stress	24
4.2.5.2	Vergleich des Resistenzverhaltens zwischen Stecklingen und Pfropflingen gleicher Klonzugehörigkeit	24
4.2.6	Bildung von Resistenzgruppen	25

Seite

5 Nährelementhaushalt 27
5.1 Literaturüberblick 27
5.2 Methode 33
5.3 Zusammenhänge zwischen Nährelementgehalt und Trockenresistenz (Ergebnisse) 34
5.3.1 Allgemeines zu den Nährelementanalysen
5.3.2 Interklonale Niveauunterschiede im Nährelementgehalt 34
5.3.3 Nährelementgehalte der Klone bzw. Klongruppen in der Reihenfolge ihrer Trockenresistenz 36
5.3.4 Makronährelement - Konzentrationen 37
5.3.4.1 Stickstoff 37
5.3.4.2 Phosphor 38
5.3.4.3 Kalium 38
5.3.4.3.1 Kaliumgehalt und Wassergehalt 40
2 Kaliumgehalt und Wasserverbrauch 40
3 Kaliumgehalt und Transpirationsrate 41
4 Kaliumgehalt und Wasserpotential 42
5 Kaliumgehalt und Wuchsleistung 45
6 Kaliumgehalt und Aufnahme von immissionsbedingtem Schwefel 46
5.3.4.4 Calcium 47
5.3.4.5 Magnesium 48
5.3.4.6 Schwefel 49
5.4 Nährelementgehalte bei Pfropflingen und Stecklingen gleicher Klonzugehörigkeit 49
5.5 Besprechung der Ergebnisse 50
5.5.1 Nährelementspiegelwerte
5.5.2 Bedeutung der einzelnen Nährelemente für die Pflanze und deren Einfluß auf Resistenzmechanismen
5.5.2.1 Stickstoff 50
5.5.2.2 Phosphor 52
5.5.2.3 Kalium 52
5.5.2.4 Calcium 55
5.5.2.5 Magnesium 56
5.5.2.6 Schwefel 56
5.5.3 Ursachen unterschiedlicher Nährelementgehalte 57
5.5.3.1 Zusammenhänge zw. Nährelementgehalten und Transpiration 57
5.5.3.2 Mögliche Ursachen des unterschiedlichen Kaliumgehaltes 58
5.6 Zusammenfassung 59

		Seite
6	Wasserhaushalt	61
6.1	Literaturhinweise	61
6.2	Methode	65
6.2.1	Ermittlung der Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen	65
6.2.1.1	Hydraturverhältnisse	66
6.2.1.2	Wasseraufnahme	67
6.2.1.3	Wasserabgabe	68
6.2.1.3.1	Kutikuläre Transpiration	69
6.2.1.3.2	Stomatäre (sommerliche) Transpiration	69
6.2.1.3.3	Regelung der Spaltöffnungen	70
6.2.1.4	Wassergehalt	71
6.3	Zusammenhänge zwischen Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen und Trockenresistenz (Ergebnisse)	72
6.3.1	Wasserpotential der Pflanzen bei normaler und unterbrochener Wasserzufuhr	72
6.3.2	Einfluß der Wasseraufnahme	80
6.3.2.1	Wasserpotential des Bodens	80
6.3.2.2	Wurzel-, Nadel- und Sproßanteil	81
6.3.3	Einfluß der Wasserabgabe	82
6.3.3.1	Kutikuläre Transpiration	82
6.3.3.1.1	Einfluß verschiedener Parameter bei Gewinnung, Behandlung und Lagerung des Pflanzenmaterials	82
6.3.3.1.2	Berechnung der kutikulären Transpiration	83
6.3.3.1.3	Schädigungs- und Letalbereich	84
6.3.3.1.4	Austrocknung und Wasserabgabe	85
6.3.3.2	Stomatäre (sommerliche) Transpiration	88
6.3.3.3	Öffnungszustand der Stomata bei unterschiedlicher Wasserversorgung	91
6.3.4	Wassergehalt	92
6.3.5	Zusammenhang zwischen zunehmender pflanzlicher Austrocknung (abnehmender Wassergehalt) und Schrumpfung des Stammdurchmessers	92
6.4	Besprechung der Ergebnisse	93
6.5	Zusammenfassung	104

		Seite
7	Wuchsleistung	105
7.1	Literaturüberblick	105
7.2	Methode	109
7.3	Wuchsleistungsreaktionen verschieden trockenresistenter Fichtenklone bei unterschiedlicher Wasserversorgung (Ergebnisse)	110
7.3.1	Höhenwuchs:	111
7.3.1.1	bei guter Wasserversorgung	114
7.3.1.1.1	nicht immissionsbelastet: Anzuchtquartier Grafrath	114
7.3.1.2	vor, in und nach natürlichen Trockenperioden:	115
7.3.1.2.1	nicht immissionsbelastet: Erhaltungsfläche Grafrath	115
7.3.1.2.2	mit HF (und geringen SO_2)-Immissionen belastet:	116
7.3.1.2.2.1	Versuchsfläche Burghausen	116
7.3.1.2.2.2	Versuchsfläche Rheinfelden I	117
7.3.1.2.2.3	Versuchsfläche Rheinfelden II	117
7.3.1.2.3	mit starken SO_2(und geringen HF)-Immissionen belastet:	118
7.3.1.2.3.1	Versuchsfläche Haltern	118
7.3.1.2.4	mit starken HF (und geringen SO_2)-Immissionen belastet:	119
7.3.1.2.4.1	Versuchsfläche Töging I	119
7.3.1.3	nach Austrocknungsversuchen	119
7.3.1.4	nach dem Verpflanzen (sog. Verpflanzungsschock)	120
7.3.1.4.1	vom Anzuchtquartier in Töpfe (normale Wasserversorgung)	120
7.3.1.4.2	vom Anzuchtquartier auf die Kulturfläche (erheblicher Trockenstress)	121
7.3.2	Durchmesserwachstum	122
7.4	Besprechung der Ergebnisse	122
7.5	Zusammenfassung	132

Seite

8 Immissionshärte 134
8.1 Begriffsdefinition 134
8.2 Literaturhinweise 135
8.3 Methode 135
8.3.1 Immissionshärtetests 135
8.3.1.1 Freilandbegasung (Versuchsflächenauswertung) 135
8.3.1.2 Freilandbegasung ausgebrachter Topfpflanzen 135
8.3.1.3 Begasung eingetopfter Stecklinge in der Laborkammer 136
8.3.2 Ermittlung der Immissionshärte 136
8.3.2.1 Chemische Schadstoffanalysen 136
8.3.2.2 Okulare Schadensbonitierung 137

8.4 Ergebnisse 138
8.4.1 Resistenz gegen die Schadstoffaufnahme 138
8.4.1.1 Einwirkende und analysierte Schadstoffe 138
8.4.1.2 Zusammenhänge zwischen zwei im Nadelmaterial vorkommenden Schadstoffen 139
8.4.1.3 Mengenmäßige Schwefelaufnahme: 140
8.4.1.3.1 nach Freilandbegasung (Versuchsflächenauswertung) 141
8.4.1.3.2 nach Freilandbegasung von Topfpflanzen 143
8.4.1.3.3 nach Laborkammerbegasung 143
8.4.1.4 Aufnahmemöglichkeiten von Schadstoffen: 143
8.4.1.4.1 über die Wurzel 144
8.4.1.4.2 über die Kutikula 144
8.4.1.4.3 über die Spaltöffnungen 145
8.4.2 Resistenz gegen die Schadstoffwirkung 150
8.4.3 Immissionshärte - eine Folge geringer Schadstoffaufnahme und hoher Schadstoffverträglichkeit 152
8.5 Besprechung der Ergebnisse 153
8.6 Zusammenfassung 154

		Seite
9	Zusammenhänge zw. Trockenresistenz und Immissionshärte	156
9.1	Literaturüberblick	156
9.2	Zusammenhänge	156
10	Zusammenfassung	160
11	Literatur	163

Vorwort

Nach Fertigstellung der vorliegenden Arbeit blicke ich auf 2 Jahre wissenschaftlicher Betätigung zurück, die mir in meinem bisherigen beruflichen Leben besonders viel Freude bereitet haben. Diese Freude an der Arbeit entstand durch die im dienstlichen wie auch zwischenmenschlichen Bereich vertrauensvolle Zusammenarbeit mit meinem Vorgesetzten, Herrn Prof. Dr. A. v. Schönborn. Sie wuchs mit der außergewöhnlichen Großzügigkeit, die mir Prof. v. Schönborn bei meiner Arbeit in personeller und finanzieller Hinsicht bewies. Ich fand somit immer wieder neuen Ansporn für weiterführende Untersuchungen, die ich in die Arbeit noch mit einbezog. Daß ich in einem kurzen Zeitraum bei einem erheblichen Arbeitsaufwand zu einer umfassenden Darstellung des Problems der Trockenresistenz der Fichte kommen konnte, verdanke ich

- den vielen Anregungen, Hinweisen und gebotenen Möglichkeiten der Gerätebenutzung der Herren
  Professor Dr. W. Koch
  Professor Dr. K. Kreutzer
  Professor Dr. F. Franz
- der tatkräftigen, oft über seine Arbeitszeit hinausgehenden Hilfe des Gartenmeisters von Grafrath Herr J. Menzinger und dessen Bruder, sowie der Kulturfrauen des Forstl. Versuchsgartens in Grafrath bei der Materialgewinnung, der Versuchsaufstellung und der Meßdatengewinnung,
- den Technischen Assistentinnen des lehrstuhleigenen Labors für die umfangreichen Nähr- und Schadelementanalysen, allen voran Frau Kuntze
- ganz besonders Herrn Dr. Schindlbeck für die vielen Anregungen und die Übersetzungen fremdsprachiger Arbeiten.

An dieser Stelle sei auch nochmal Herrn Dr. Vierle und Frau Hamm vom Bayer. Landesamt für Umweltschutz für die Möglichkeit gedankt, größere Serien von Nadelproben mit den Röntgenspektrometer

auf Nadelelementgehalte untersuchen lassen zu können.
Alle Ergebnisse der durchgeführten Arbeiten und Untersuchungen wurden mittels statistischer Berechnungen methodisch abgesichert. Mein besonderer Dank gilt Herrn Professor Neiss vom Institut für medizinische Statistik und Epidemiologie der TU München, der mir die Möglichkeiten der statistischen Auswertung aufzeigte und mir durch Beratung hilfreich zur Seite stand.

1 Einleitung und Problemstellung

1.1 Notwendigkeit der Resistenzforschung

Die Forstwirtschaft des vergangenen Jahrhunderts war von dem Bemühen geprägt, hohe Ertragsleistungen bei leicht be- und verarbeitbaren Baumarten zu erzielen. Die Folge war eine Zurückdrängung des Laubholzes zugunsten des Nadelholzes. Bald schon zeigten sich erste Nachteile und Grenzen dieser Reinertragswirtschaft. Die reinen Nadelwälder waren den ungünstigen Einflüssen des Wetters, tierischen und pflanzlichen Schädlingen besonders ausgesetzt. Hoher Massenertrag allein konnte deshalb nicht mehr das einzige Ziel der Bewirtschaftung sein. Ertragsstabilität und Ausrichtung der Waldwirtschaft auf ökologische Belange zur nachhaltigen Sicherung der natürlichen Lebensgrundlagen wurden vorrangig.
Diesen neuen Fragestellungen innerhalb der Waldwirtschaft haben sich auch die Ziele der Waldbaumzüchtung angepaßt. Neben der Holzmassen- und Holzgüte - gewann die Resistenzsteigerung der Waldbäume gegen Gefährdungen aller Art an Bedeutung. Es ist naheliegend, daß dabei die züchterischen Schwerpunkte oft von augenblicklichen Schadsymptomen des Waldes beeinflußt oder gar bestimmt worden sind.
So haben auch die extremen Trockenjahre der vergangenen Jahrzehnte (1947, 1959, 1976) die Forschung in diesem Bereich vorangetrieben.

Diese Trockenjahre waren zwar nicht wald-, aber bestands- und baumartengefährdend. So hat als Folge des trockenen Sommers 1976 im gesamten süddeutschen Raum das Tannensterben einen bisher nicht gekannten Höhepunkt erreicht, ist die Fichte in schlecht wasserversorgten Gebieten und auf Kalkstandorten flächig ausgefallen. In immissionsbeeinflußten Waldungen fielen massiert "Zufällige Ergebnisse" an. Weiterhin darf man die erheblichen Zuwachsminderungen auch noch in den Folgejahren nicht vergessen.

Verheerende Sekundärschäden entstanden in diesen in ihrer Vitalität beeinträchtigten Beständen durch die mit der Trockenheit einhergehenden Massenvermehrung verschiedener pathozöner Organismen (Fichtengespinstblattwespe, Borkenkäfer, Hallimasch u. a.). Vielenorts traten damit die Grenzen des reinen Fichtenanbaues zutage. Die Notwendigkeit eines standortgerechten Waldbaues wurde wieder diskutiert, die Wissenschaft erhielt erneut den Anstoß, der Resistenzforschung gegenüber solch abiotischen Einflüssen verstärktes Augenmerk zu schenken.

Die Tätigkeit des Verfassers dieser Arbeit als Forsteinrichter gerade im Trockenjahr 1976 und den beiden folgenden Jahren und die während dieser Tätigkeit allenorts feststellbaren Trockenschäden haben ihn deshalb bewogen, mit dieser Arbeit den Ursachen der Trockenresistenz der Fichte nachzugehen.

1.2 Resistenz-Begriff und Formen; Trockenresistenz

Resistenz ist die Summe der genetisch bedingten Anlagen und Eigenschaften einer Pflanze, die der Angriffskraft eines Schädlings oder einer Krankheitsursache entgegenwirkt (ROHMEDER und SCHÖNBACH 1959). Nach LARCHER und MAIR (1969) ist sie neben der Produktionsleistung und dem typischen Entwicklungsverhalten ein Merkmal der ökophysiologischen Konstitution einer Pflanzenart. Die Grenzen der Widerstandsfähigkeit und des Leistungsvermögens sind zwar primär erblich festgelegt (KEMMER und SCHULZ 1955; KEMMER und THIELE 1955; EGUCHI et. al. 1966; MURAWSKI 1968, u. a.) doch handelt es sich dabei nicht um eine starre Fixierung auf bestimmte Resistenz- und Leistungsgrößen, sondern eher um einen Spielraum des Möglichen, der es der Pflanze erlaubt, sich modifikativ den Gegebenheiten ihres Lebensraumes anzupassen (MURAWSKI 1962; SMITHBERG und WEISER 1968).

Die auf erblicher Veranlagung beruhende Abwehrkraft schwankt innerhalb weiter Grenzen und wird durch das Einwirken der Umwelteinflüsse modifiziert. Die allein aus Zufälligkeiten der Umwelteinflüsse entstehende Resistenz wird von VOGL, BORTITZ

und POLSTER (1965) als "Scheinresistenz" bezeichnet.

Trockenresistenz

Die Trockenresistenz ist die Fähigkeit der Pflanzen, Trockenperioden zu überdauern (WALTER 1926; LARCHER 1963). Sie zeigt sich in der Fähigkeit der Pflanze, einerseits die Austrocknung zu vermeiden (drought avoidance), andererseits ein gewisses Maß an Austrocknung zu vertragen (drought tolerance - LEVITT 1972).
Die Austrocknung wird durch Vorkehrungen vermieden, die den Wasserhaushalt in den Geweben aufrecht erhalten. Dies erfolgt zum Beispiel durch eine verbesserte Wasseraufnahme aus dem Boden, durch Erhöhung der Saugspannung, durch die Ausdehnung des Wurzelwerks oder durch frühzeitigen Spaltenschluß zur Vermeidung der Wasserabgabe.

Das Austrocknungsvermögen oder auch Überdauerungsvermögen dagegen hängt vom physiko - chemischen Zustand des Protoplasmas ab (SANTARIUS 1967; REUTHER 1975).
Wenn das Austrocknungsvermögen erschöpft ist, tritt der Zelltod ein. Nach ILJIN (1927) ist dies der Fall, wenn der Wasserentzug aus der Vakuole das Zerreißen des Protoplasmas zur Folge hat. Nach neueren Untersuchungsergebnissen (ULBRICH und HEBER 1958) werden bei Wasserentzug die Wassermoleküle entfernt, die über Wasserstoffbrücken an die Proteine gebunden sind und dadurch die Struktur der Eiweißmoleküle aufrechterhalten. Dies führt nach LOVELOCK (1954) zur Zerstörung der schwachen Wasserstoffbrückenbindungen und zur Denaturierung der empfindlichen Proteinmoleküle, vermutlich der Lipoproteide.

Trockenresistente Pflanzen können diesem Vorgang aktiv entgegenwirken. Sie können eine höhere Austrocknung durch bestimmte vorhandene oder angereicherte Zellinhaltsstoffe wie Zucker, Stärke, Öle, u. a. ertragen (SANTARIUS 1966).

Die Trockenresistenz ist keine statische Eigenschaft, sondern variiert mit der Jahreszeit und dem physiologischen Zustand der

Pflanze (van der PAAUW 1949; SKAZKINE 1954). Im allgemeinen ist sie zum Zeitpunkt des Austriebes sehr gering, während der Vegetationsperiode niedrig, nach Vegetationsabschluß, also während der gesamten Vegetationsruhe aber besonders ausgeprägt (PISEK und LARCHER 1954; TRANQUILLINI 1965).

1.3 Hauptansatzpunkte dieser Forschungsarbeit

1.3.1 Aufgabe und Zielsetzung

Es ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, genetisch bedingte Unterschiede im Nährelementgehalt und Wasserhaushalt und deren Wirkung auf das Trockenresistenzverhalten und die Wuchsleistung der Fichte zu ergründen.

Der methodische Teil dieser Arbeit hat zum Ziel:

- Einfache Methoden und Tests zur Trockenresistenzbestimmung zu finden und
- Kriterien zu ermitteln, die eine zuverlässige Aussage über die Trockenresistenz zulassen.

Die einzelnen Untersuchungsschritte sind folgende:

- Prüfung der Trockenresistenz durch Welke- und Austrocknungsversuche unter verschiedenen jahreszeitlichen Witterungsbedingungen und bei unterschiedlicher Wasserversorgung.
- Ermittlung morphologischer, physiologischer und chemischer Eigenschaften trockenresistenter Pflanzen.
- Ermittlung der Ursachen der Immissionshärte (= Immissionsresistenz).
- Prüfung evtl. Zusammenhänge zwischen Trocken- und Immissionshärte.

Die Arbeit wird gegliedert, dargestellt und erläutert:

- Einleitung und Problemstellung
- Pflanzenmaterial und Methodik
- Statistische Auswertung
- Trockenresistenzversuche
- Nährelementhaushalt
- Wasserhaushalt
- Wuchsleistung
- Immissionshärte
- Zusammenfassung

Die praktischen Folgerungen dieser Arbeit sind:

- Auslese trockenresistenter Individuen oder gar Populationen aus der natürlichen Formenmannigfaltigkeit.
- Differenzierte Auslese hinsichtlich des Grades der Trockenresistenz.
- Förderung des Austrocknungs- und Überdauerungsvermögens von Pflanzen durch Düngungsmaßnahmen.

Um die Übersicht über diese Untersuchungen nicht zu verlieren, ist den Hauptabschnitten in der Regel neben den Ergebnissen ein eigener Literaturüberblick, eine Beschreibung der Versuchsmethodik und eine Besprechung der Ergebnisse beigefügt.
Wegen des Umfanges dieser Arbeit wird auf die Darstellung der Bewertung einzelner Klone (Anlage 2) verzichtet, da sie für die allgemeine Problemerläuterung nicht notwendig ist und den Anspruch dieser Untersuchung übersteigen würde.
Der sehr umfangreiche Anlagenteil ist in der veröffentlichten Ausgabe dieser Arbeit nicht enthalten. Er kann beim Verfasser eingesehen werden.

2 Pflanzenmaterial und Methodik

Durch ein großangelegtes Züchtungsprogramm standen nahezu unbegrenzte Mengen hetero- und autovegetativ vermehrter relativ immissionsresistenter und auf Trockenresistenz hin ausgelesener Fichten zur Verfügung. Die relativ immissionsresistenten Fichten stammten von SO_2-resistenten Mutterbäumen aus dem Ruhrgebiet und gegenüber Fluorverbindungen resistenten Fichten aus dem südostbayerischen Industriegebiet um Töging; die als trockenresistent vermuteten Fichten stammten von besonders wüchsigen Mutterbäumen niederschlagsarmer, hinsichtlich des Wasserhaushaltes geringer Standorte Unterfrankens und Schlesiens. Daneben konnte auf vegetativ vermehrte Fichten anderer Züchtungsprogramme und auf Fichten, die zu Vergleichszwecken nachgezogen wurden, zurückgegriffen werden. Untersuchungsmaterial waren im wesentlichen 3 bis 6jährige Pfropflinge und Stecklinge. Die Verwendung von Klonmaterial erlaubte relativ geringe Pflanzenzahlen, da gegenüber Pflanzenmaterial von ausgewählten Herkünften oder auch aus Einzelstammabsaaten hier keine oder nur geringfügige genetische Variationen zu erwarten waren.
Eine ganze Reihe von älteren Versuchs- und Probeanbauflächen, die mit diesem Züchtungsmaterial begründet wurden, sind in diese Auswertungen einbezogen worden. Diese Flächen sind in Tabelle 1 aufgeführt.
Genauere Angaben über die jeweiligen Standortsverhältnisse (Lage - Forstverwaltung, Wuchsgebiet, Wuchsbezirk, Höhenlage, Exposition; Klima - Temperatur- und Niederschlagswerte; einwirkende Immissionen; Boden - geologisches Ausgangsgestein, Bodenart, Gründigkeit und Wasserhaushalt) finden sich in Anlage 1.
Diese zum Teil mit großen Pflanzenzahlen begründeten Flächen erlaubten für die Beurteilung der Immissionsresistenz und für die Ermittlung der Auswirkung von Trockenstressituationen (am Beispiel des Trockenjahres 1976) hinreichend statistisch absicherbare Untersuchungen.
Aus der Anlage 2 ist das gesamte Klonmaterial, dessen Herkunft und die in der Arbeit verwendeten Klonabkürzungen zu ersehen.

Tabelle 1: In die Untersuchungen und Auswertungen einbezogene Versuchsflächen

Versuchsfläche	Anlagejahr mit 4/5j. Pfropflingen	ausgebrachte Klone	Klon-Pflanzenanzahl (z= Vergleichssämlinge)	Immissionsbelastungen[1]	Wasserhaushalt des Standortes
Trockenresistenz					
Grafrath (Schles. Herkünfte)	1972	32	113 (z 8)	---	mäßig frisch
Münchsmünster (Ufr.)	1976	33	377	SO_2	mäßig trocken
Grafrath (Ufr.)	1976	32	32	---	mäßig frisch
Immissionsresistenz					
Grafrath (Vergleich)	1963	36	360	---	mäßig frisch
Töging I	1965	51	288 (z195)	HF	mäßig frisch
Töging II	1969	30	286 (z195)	HF	frisch
Haltern	1970	36	1067	SO_2 (HF)	mäßig frisch
Burghausen	1973	36	2216 (z125)	SO_2 (HF)	mäßig frisch
Rheinfelden I	1974	30	269 (z 39)	HF (Cl, SO_2)	frisch
Rheinfelden II	1974	30	278 (z 71)	HF (Cl, SO_2)	mäßig frisch
Münchsmünster	1976	34	1150 (z299)	SO_2 u. a.	mäßig frisch
Rothenkirchen	1976	38	1167	HF (SO_2)	frisch
Selb I	1979	46	1087	SO_2	frisch
Sa. Pflanzen			8281 (z932)		

1) Einwirkende Immissionen (nach Luftmessungen des Bayer. Landesamtes für Umweltschutz bzw. für außerbayerische Versuchsflächen nach Kenntnis der umliegenden Industrieanlagen bzw. lehrstuhleigener Untersuchungen).

Methodik

Durch die Zielsetzung dieser Arbeit hätte die Übersichtlichkeit darunter gelitten, wenn im folgenden für alle zur Ermittlung der Trocken- und Immissionsresistenz und deren Zusammenhänge notwendigen Untersuchungen die Versuchsmethodik aneinandergereiht dargestellt würde. Sie findet sich deshalb in knapper Form jeweils vor den Hauptabschnitten.
Anlage 3 gibt in Stichworten die untersuchten Merkmale (Methodik), die anlagemäßige Darlegung der Einzelergebnisse und die jeweils verwendeten Klone und Pflanzenmengen an.

3 Statistische Auswertung

In Anlage 4 sind die für die statistischen Berechnungen erstellten Erhebungsbögen mit den untersuchten Merkmalen, in einem Beiblatt alle über die Ausgangsvariablen (direkt erhobene Merkmale) errechneten umgewandelten Variablen und sonstigen statistischen Rechenverfahren aufgeführt.
Die Auswertung erfolgte am Leibniz-Rechenzentrum der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, München, mittels des SPSS-Programms.

Alle Variable wurden zu Beginn der Auswertungen auf Vorliegen einer Normalverteilung nach KOLMOGOROV-SMIRNOV (einsehbar in einem eigenen Akt) geprüft, um im folgenden die jeweils zulässigen statistischen Tests anzuwenden.

Der erste Rechengang war i. d. R. die Ermittlung der klonweisen und nach Resistenzgruppen zusammengefaßten Mittelwerte der Ausgangs- und umgewandelten Variablen und deren statistische Daten (Mittelwert, Minimal- u. Maximalwert, Summenwert, Spannweite zwischen höchstem und niedrigstem Wert; Median; Standardabweichung, Standardfehler, Varianz, Exzess, Schiefe, Modalwert; Variationskoeffizient, Vertrauensintervall, Anzahl der Fälle).

Diese erfolgten getrennt für jede Versuchsvariante bzw. für die Summe aller Varianten.

Danach wurden pro Erhebungsbogen alle Variablen zueinander in Korrelation gesetzt. Für normalverteilte Variable
nach PEARSON, für nicht normalverteilte
nach KENDALL bzw. nach SPEARMAN.

Mit dem KRUSKAL-WALLIS-Test wurden sodann die Merkmale der gebildeten Resistenzgruppen auf Unterschiede überprüft. Unterschiede wurden als gesichert betrachtet, wenn sie eine Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 Prozent nicht überschritten. War dies der Fall, wurden jeweils zwei der Resistenzgruppen untereinander mit dem WILCOXON-MANN-WHITNEY-Test verglichen.

In dieser Arbeit bedeuten die Signaturen

^{xxx} = hoch signifikant ($P < 0{,}001$)
^{xx} = sehr signifikant ($P < 0{,}01$)
^{x} = signifikant ($P < 0{,}05$)
n.s.= nicht signifikant ($P > 0{,}05$)

Im Regelfall ist die Irrtumswahrscheinlichkeit in Prozent angegeben.

4 Trockenresistenzversuche

4.1 Methodik

4.1.1 Versuchsmäßige Erfassung der in der Natur vorkommenden Trockenstressituationen

Die Erfassung der Trockenresistenz erforderte eine umfassende Versuchsplanung und Durchführung, da die Möglichkeiten eines Trockenstresses in der Natur vielfältiger Art sind.

Die Versuche beinhalten folgende Trockenstressituationen:

1. Sommerlicher Trockenstress durch:

a) Austrocknungsversuche mit Pflanzen (Ermittlung des Austrocknungsvermögens und der Überlebensrate)

- mit Unterbrechung der Wasserzufuhr, bei hohen Temperaturen und geringer Luftfeuchte (Austrocknungsversuch 1979 und 1.ter Austrocknungsversuch 1980, jeweils im Filclair-house)
- mit Unterbrechung der Wasserzufuhr, bei normalen Freilandtemperaturen (Austrocknungsversuch 1979 und 1.ter und 2.ter Austrocknungsversuch 1980)
- mit erheblicher Einschränkung der Wasserzufuhr, bei normalen Freilandtemperaturen (Austrocknungsversuch 1979)

b) Austrocknungsversuche mit Zweigen (Ermittlung des Austrocknungswiderstandes, der kutikulären Transpiration)

c) natürliche Trockenperioden (Ermittlung der Wuchsleistungsreaktionen auf den Versuchsflächen)

2. Winterlicher Trockenstress durch:

Austrocknungsversuche mit Zweigen (Ermittlung des Austrocknungswiderstandes, der kutikulären Transpiration während der Vegetationsruhe von Ende September bis Anfang April mit 5 Versuchsreihen).

3. Trockenstress als Folge der Verpflanzung im Frühjahr (sog. Verpflanzungsschock):

durch Ermittlung der auftretenden Höhenwuchsdepressionen.

4.1.2 Material

Die verwendeten Klone und Pflanzenmengen sind aus den Anlagen 2 und 3, die in die Untersuchungen einbezogenen Versuchsflächen aus der Tabelle 1 ersichtlich.

4.1.3 Methodik der Trockenresistenzversuche

1. Austrocknungsversuch (mit Pfropflingen - 1979)

Von 14 verschiedenen Klonen wurden je 30 Stück 5jährige Pfropflinge einem Trockenstreß unterworfen. Die Auswahl der Pfropflinge erfolgte nach möglichst gleicher Pflanzengröße und Nadelmasse. Die Pflanzen wurden im April 1979 mit Wurzelballen aus dem Anzuchtquartier ausgehoben und in 5,8 ltr. Plastiktöpfe eingebracht. Vom Zeitpunkt des Eintopfens an wurden sie regelmäßig gegossen. Die Versuchsanordnung hatte 3 Varianten, dazu eine Kontrolle:

Variante 1: Ab 23. 7. 1979 keine Wasserzufuhr mehr, Aufstellung der Pflanzen im Filclair-house (erhöhte Lufttemperatur, geringere Luftfeuchte, geringere Lichtintensität, fast vollkommene Luftruhe).

Variante 2: Ab 23. 7. 1979 keine Wasserzufuhr mehr, Aufstellung der Pflanzen im Freiland unter einem Plastikdach, bei nur wenig beeinflußten Freilandwitterungsverhältnissen.

Variante 3: Geringe Wasserzufuhr, 10 mm pro Monat.
Aufstellung der Pflanzen wie Variante 2.

Kontrolle: Anzuchtquartier, natürliche Beregnung, Freilandbedingungen.

Der Trockenstress wurde für die Varianten 1 und 2 jeweils beendet, als die Hälfte der Pflanzen eines Klones am Terminaltrieb bzw. am obersten Wirtel erste Nadeln verloren hatten. Um evtl. bestehende mechanische Abnadelungswiderstände auszuschalten, wurde das Abnadeln - wie auch bei den anderen Austrocknungsversuchen - durch Bestreichen der Triebe mit der Hand gefördert. Nach Versuchsabschluß wurden alle restlichen Pflanzen eine Stunde gewässert und wieder täglich gegossen. Der Trockenstress der Variante 3 wurde am 15. 10. 79 beendet. Das Überlebensprozent (Regenerationsvermögen der Pflanzen) wurde mit dem Austrieb im Jahr 1980 festgestellt.

2. Austrocknungsversuch (mit Stecklingen - 1980 - 1)

Der Versuch stellt eine Wiederholung des 1979er Versuches dar, jedoch ohne Variante 3. Anstelle der 14 Pfropflingsklone wurden jedoch 18 Klone vierjähriger Stecklinge verwendet.

Der Zweck dieses Versuches war es nicht, nur das Überdauerungsvermögen der einzelnen Klone zu ermitteln, sondern den Unterschied in der Überlebensrate herauszuarbeiten, sowie Verschiedenheiten zwischen Pfropflingen und Stecklingen gleicher Klonzugehörigkeit herauszufinden. Der Trockenstress wurde beendet, als ca. 40 % der jeweiligen Gesamtpflanzenanzahl der Varianten 1 und 2 am obersten Wirtel erste Abnadelungserscheinungen zeigten.

3. Austrocknungsversuch (mit Stecklingen - 1980 - 2)

Da sich bei den ersten beiden Versuchen keine großen klonintemen Schwankungen in der Reaktion auf den Trockenstress ergaben, wurden in diesem Versuch nur je 6 Stück vierjährige Stecklinge jedoch von 58 verschiedenen Klonen eingebracht. Die

Versuchsbedingungen entsprachen der Variante 2 der beiden ersten Versuche. Der Trockenstress wurde beendet als ca. ein Drittel der Pflanzen Abnadelungserscheinungen aufwiesen. Die Pflanzen der Klone wurden bei allen Versuchen im Filclair-house und im überdachten Freiland so untereinander verteilt, daß auch geringe, kaum erfaßbare Klimaunterschiede als ausgeschaltet betrachtet werden konnten. Das Bodensubstrat war bei allen Pflanzen einheitlich. Sein pH-Wert lag knapp über 7,0.

4.1.4 Registrierung der Witterungsbedingungen

Von allen Versuchsstandorten wurden während der Trockenstressperiode mit einen Temperatur- und Luftfeuchteschreiber die Klimadaten erhoben. Zudem wurden die unterschiedlichen Beleuchtungsstärken im Freiland, im mit einer Plastikplane überdachten Freiland und im Filclair-house einmal bei wolkenlosem und einmal bei bewölktem Himmel zu verschiedenen Tageszeiten gemessen.
Alle diese Daten wurden aus Platzmangel in dieser Arbeit nicht aufgeführt.

4.2 Ergebnisse der Trockenresistenzversuche

4.2.1 Schadsymptome

Das Absterben einer Pflanze infolge Austrocknung beginnt mit dem Abnadeln des jüngsten Nadeljahrganges in der Oberkrone (WIEDEMANN 1925). Je nach Dauer und Grad der Trockenphase kann dieses Abnadeln auf die Oberkrone beschränkt bleiben oder aber auch die gesamte Pflanze erfassen.

4.2.2 Regenerationsvermögen

Für isolierte Zweigabschnitte haben OPPENHEIMER (1932), PISEK und BERGER (1938) und ARVIDSON (1951) dann eine subletale Schädigung ermittelt, wenn etwa 5 (-10) % der Nadeln abgefal-

len sind. Erste Anzeichen eines Nadelabfalles ist deshalb zunächst Kriterium gewesen für die Einteilung der trockengestreßten Pflanzen in gesund geblieben bzw. abgestorben. Während der Trockenphase abnadelnde Pflanzen sterben trotz Wässerung und anschließender täglicher Wasserzufuhr zu Versuchsende ausnahmslos ab. Die Beendigung des Trockenstresses bei einer abgenadelten bzw. abnadelnden Pflanzenanzahl von ca. 40 % führt zu Ausfällen von 73 % und mehr der Gesamtpflanzenzahl (1. Austrocknungsversuch 1980). Dies war der Grund dafür, die Beendigung des Trockenstresses im 3. Austrocknungsversuch bei einer noch niedrigeren Abnadelungsquote (ca. 1/3) anzusetzen.

Die Korrelation zwischen Nadelabfall und Überlebensrate weist darauf hin, daß die nach Beendigung des Trockenstresses wirksam werdende Regenerationsfähigkeit sich in relativ engen Grenzen bewegt.

4.2.3 Überlebensrate

4.2.3.1 Kriterien für die Überlebensrate

Bereits vor dem Wiederaustrieb im Jahr nach dem Trockenstress ergeben sich eindeutige Hinweise auf ein Überleben der Pflanzen. Wieder ausgetriebene Pflanzen zeigen bereits wenige Wochen nach Beginn der Wasserzufuhr wieder ein meßbares Wasserpotential, das sich langsam dem Normalniveau der nicht unter Stress stehenden Referenzpflanzen nähert. Auch eine im Spätwinter vorhandene volle Benadelung der Pflanzen ist ein Merkmal dafür, daß ein - gegenüber ungestreßten Vergleichspflanzen um bis zu 3 Wochen verzögerter - Wiederaustrieb zu erwarten ist.

4.2.3.2 Rangfolgen der Klone im Nadelabfall und in der Überlebensrate

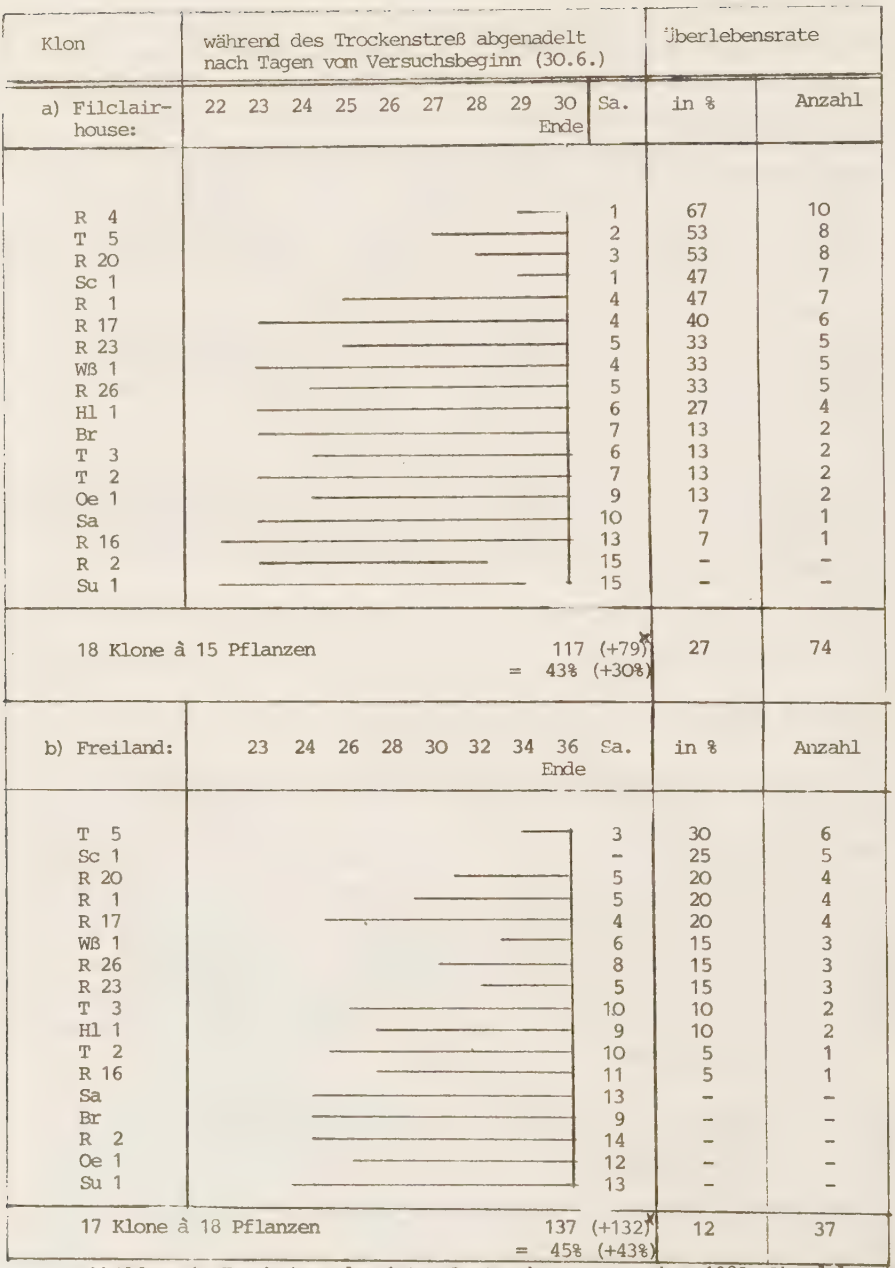


Abbildung 1: Ergebnisse des 1.ten Austrocknungsversuches 1980: Abnadelungszeitraum und Überlebensrate

x = die in Klammer angegebene Zahl gibt die Anzahl bzw. den Prozentsatz der nach Beendigung des Trockenstresses noch abgenadelten und abgestorbenen Pflanzen a

Klon	während des Trockenstreß abgenadelt nach Tagen vom Versuchsbeginn (5.8.) 29 31 33 35 37 39 41 (Ende)	Sa.	Überlebensrate in %	Anzahl
alle Pflanzen haben überlebt von den Klonen R 8, R 20, R 22, Pe, T 1, T5, R 14, Vi, T 10.		-	100	6
De		-	83	
R 6		1	83	5
R 12		-	83	
Sc 1		-	67	
R 1		-	67	
T 9		-	67	
Wü 6		1	67	4
Mue 26		1	67	
R 23		1	67	
R 17		1	67	
T 7		1	67	
Wa		-	50	
Hf		-	50	
Wü 5		-	50	
Mue 18		1	50	
R 26		1	50	
R 24		1	50	3
R 18		1	50	
R 13		2	50	
T 3		2	50	
T 6		2	50	
R 10		2	50	
R 3		1	33	
T 2		2	33	
Wü 4		2	33	
Wß 1		2	33	2
R 11		2	33	
R 15		3	33	
T 4		3	33	
R 16		3	33	
Ch		2	17	
R 9		3	17	
Wß 4		3	17	
R 25		3	17	1
Fö 1		4	17	
Gr 2		4	17	
abgenadelt sind je 5 Pflanzen der Klone R 5, T 8, R 21, Te, R 19, Br 1, R 7, R 2 und Fö 4		je 5	-	-
und alle 6 Pflanzen der Klone La 10, La 6, Fö 2 und La 9 mit jeweils fortgesetzter Reihenfolge		je 6	-	-
58 Klone à 6 Pflanzen		124 (68)	45	156

Abbildung 2: Ergebnisse des 2.ten Austrocknungsversuches 1980 (Freiland, überdacht, ohne Wasser): Abnadelungszeitraum und Überlebensrate

Korrelation zwischen Nadelabfall und Überlebensrate

Die Abbildungen zeigen interessante Ergebnisse. Das für die Festlegung der Dauer der Trockenphase benutzte Kriterium des Nadelabfalles ist mit der Überlebensrate korreliert, wenn auch einzelne Klone - offenbar durch unterschiedliche Abnadelungswiderstände - aus dem Gesamtbild herausfallen. So ist z. B. die Überlebensrate des Klones Sc 1 im Vergleich zu seinem sehr späten Abnadeln gering (Abb. 1).
Auch weist die Abnadelungsspanne relativ große Unterschiede auf. Klone wie z. B. Fö 2, La 9 oder R 2 (Abb. 2) nadeln innerhalb kurzer Zeit mit all ihren Pflanzen ab. Andere haben eine über einen langen Zeitraum ausgeglichene Streuung (z. B. R 17, Abb. 1) oder fallen durch einzelne Ausreißer (R 6, Abb. 2) auf. Die Verwendung von Stecklingen ließ solche relativ großen Schwankungen im Abnadelungszeitraum und in der Überlebensrate nicht erwarten. Entweder führt die Gewinnung der Stecklinge von unterschiedlich exponierten und unterschiedlich hohen Zonen des Mutterbaumes zu diesen genetischen Merkmalsvariationen oder es entstehen durch die Behandlung und Erziehung und die damit verbundenen sicherlich geringen aber doch wirksam werdenden standörtlichen Unterschiede Modifikationen hinsichtlich der Reaktion auf Stressituationen.

4.2.3.3 Wirkung von unterschiedlich starkem Trockenstress

Obwohl sich die witterungsmäßigen Parameter zwischen dem Standort Filclair-house (höhere Lufttemperatur, geringere Luftfeuchte, geringere Lichtintensität, größere Luftruhe) und dem mit in ca. 2,20 m Höhe mit einer Plastikplane überdachten Freiland unterscheiden, rangieren die Klone in ähnlicher Reihenfolge.

Rangfolgeverschiebungen der Klone in den drei Versuchen dürften auf unterschiedliche physiologische Aktivitäten im sommerlichen Wachstumsablauf und bzw. oder auf klonspezifisch unterschied-

liche Reaktionen gegenüber anders gearteten Witterungseinflüssen zurückzuführen sein.

Im Filclair-house kann durch vorübergehend hohe Lufttemperatur um 40 °C mangelnde Hitzeresistenz einzelner Klone die Überlebensrate mehr oder minder tangiert sein. Der Vergleich der relativen Überlebensrate zwischen den Ergebnissen der in Abbildung 1 und 2 aufgeführten Versuchsvarianten zeigt, daß Pflanzen einen kurzen aber stärkeren Trockenstress (Filclair-house) eher überstehen als einen längeren Trockenstress mit geringeren austrocknenden Einflüssen.

4.2.3.4 Wertung der nach verschiedenen Forschungszwecken ausgelesenen Klongruppen

Hinsichtlich der ursprünglichen Auslese der Klone nach verschiedenen Forschungszwecken ergibt sich im Verhalten gegenüber Trockenstress folgende Wertung:

- die für Immissionsforschungen ausgelesenen und vermehrten Klone haben auch hinsichtlich der Trockenresistenz eine außerordentlich große Streuung. Klone, die nach früheren Ergebnissen (ROHMEDER u. SCHÖNBORN 1965; BRAUN 1972 u. 1977; HALBWACHS u. KRONBERGER 1978) als relativ immissionsresistent gelten, liegen im vorderen Drittel, Klone die sich als ausgesprochen immissionsempfindlich erwiesen haben, im schlechteren Rangfolgendrittel.

- die vegetativ vermehrten Nachkommen besonders wüchsiger Mutterbäume auf offensichtlich gering wasserversorgten Standorten Unterfrankens zeigen eine ähnliche Streuung. Klonen ausgeprägter Trockenresistenz (z. B. Wü 6, Mue 26) stehen Klone gegenüber, die äußerst empfindlich reagieren. Vermutlich waren die ausgewählten Mutterbäume dieser Klone doch nicht so mit Wasser unterversorgt, wie dies Geologie, Lage und Exposition annehmen ließen. Auch ist eine gute Wuchsleistung im Regelfalle nicht mit ausgesprochener Trocken-

resistenz gekoppelt, wie spätere Untersuchungen noch zeigen werden.

- die von ROHMEDER vor dem zweiten Weltkrieg aus Schlesien bezogenen Tieflandsfichten sind ausgesprochen trockenempfindlich. Diese Vermutung ließen bereits frühere unveröffentlichte Untersuchungen von ROHMEDER und BLEYMÜLLER (1970) aufkommen. An der Herkunft dieses später auch verklonten Vermehrungsgutes von Fichtenbeständen relativ trockener Sandböden niederschlagsarmer Landstriche müssen deshalb große Zweifel erhoben werden.

- auch die untersuchten Vergleichsfichten streuen stark. Auffallend ist jedoch, daß Herkünfte aus rauhen Mittelgebirgslagen und aus dem Alpenbereich (z. B. Sc 1, Wa, Hf, Vi, WB 1) über eine bemerkenswerte Trockenresistenz verfügen. Auf ähnliche Ergebnisse verweist SCHMIDT-VOGT (1976). Aber auch die von SCHUETT und SCHUCK (1972) nachgewiesene mit wachsender Kontinentalität und größerer Höhenlage der Provenienzen von Pinus contorta zunehmende Widerstandsfähigkeit gegenüber SO_2-Immissionen ist hierzu - Immissionshärte als Folge einer Trockenresistenzgröße unterstellt - ein konform gehendes Ergebnis.

4.2.4 Überdauerungsvermögen

Den besten Hinweis auf die Trockenresistenz gewährt die Überlebensrate der einem bestimmten Trockenstress unterworfenen Pflanzen. Brauchbare Anzeichen dieser Resistenz bildet aber bereits das Abnadeln der Pflanzen (Absterbegeschwindigkeit!) in seiner zeitlichen Reihenfolge und Dichte. Als klonspezifisches Überdauerungsvermögen wird im folgenden der Zeitraum angesehen, bis zu dem die Hälfte der Pflanzen eines Klones erste Abnadelungserscheinungen aufweist.

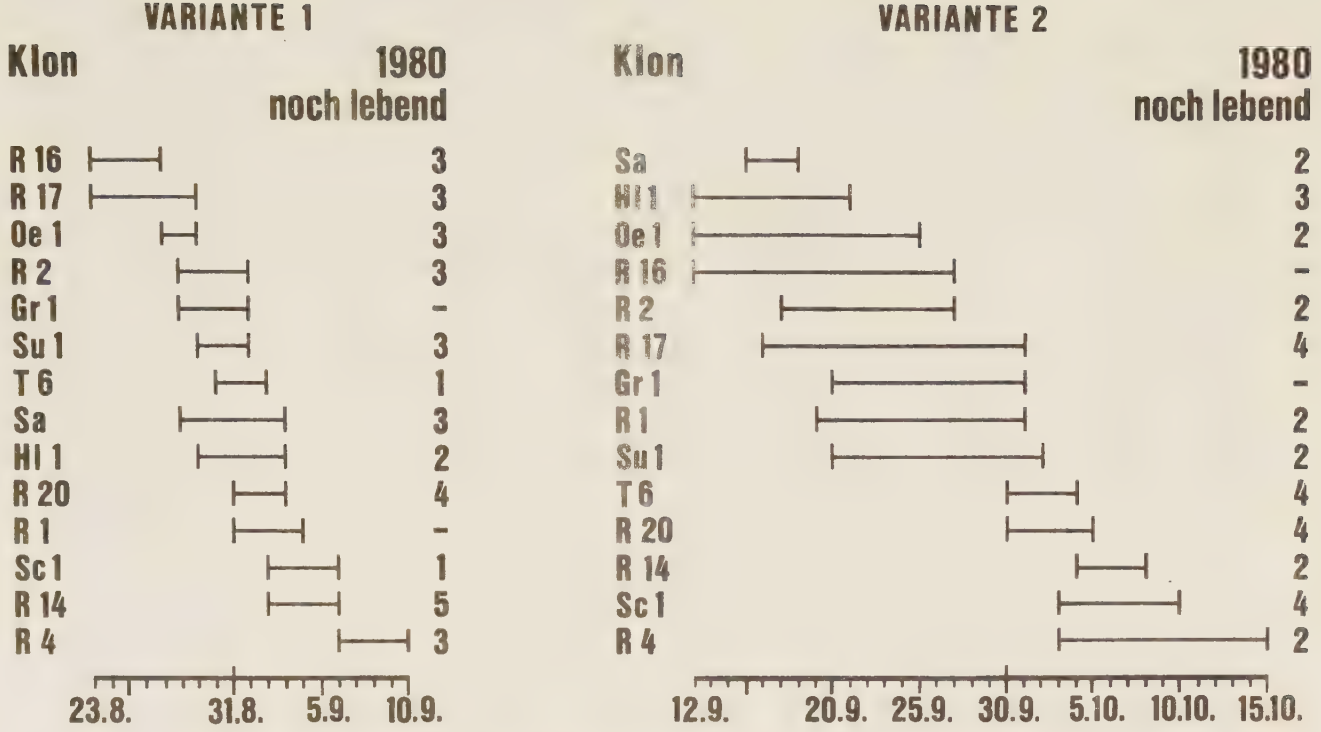


Abbildung 3: Zeitliche Reihenfolge des Abnadelns der ersten Hälfte der Pflanzenanzahl pro Klon des Austrocknungsversuches 1979 und Anzahl der 1980 wieder ausgetriebenen Pflanzen. Beginn des Trockenstresses am 23.7.1979 (Überdauerungsvermögen und Überlebensrate). (Variante 1 - Aufstellungsort der Pflanzen: Filclair-house, Variante 2 - Freiland, überdacht, ohne Wasser).

Abbildung 3 gibt das Ergebnis des Austrocknungsversuches 1979 wider. Während sich bei dem stärkeren Trockenstress im Filclair-house eine ganze Reihe der Klone im Abnadelungszeitraum im gleichen Streuungsbereich bewegt, werden die klonspezifischen Unterschiede im Überdauerungsvermögen auf überdachtem Freiland deutlicher.

Der vergleichsweise schlechte Rang des Klones R 17 im Filclair-house ist auf Schäden durch Hitze zurückzuführen. Ein Großteil der Pflanzen dieses Klones verfärbte sich nach einem Zeitraum hoher Lufttemperaturen über 40°C (2 Tage, je ca. 5 Std.) rotbraun. Das Abnadeln dürfte demnach mehr auf vergleichsweise geringe Hitze, als auf Trockenresistenz zurückzuführen sein. Die Rangfolge des Klones R 17 in den beiden Austrocknungsversuchen des Jahres 1980 bestätigt dies.

Die Ergebnisse des Nadelabfalls der Abbildung 3 lassen für sich allein keine Rückschlüsse auf die Trockenresistenz zu. Aus der doch unterschiedlichen Überlebensrate ist zu sehen, daß noch andere klon- bzw. pflanzenspezifische Eigenschaften eine Rolle spielen müssen. Aus diesem Versuch allein läßt sich nicht ableiten, ob vielleicht doch durch Bestreichen mit der Hand nicht ausschaltbare Abnadelungswiderstände den Versuchsabschluß und damit das Ergebnis des Überdauerungsvermögens beeinflußt haben oder ob die Klone sich in ihrem Regenerationsvermögen unterscheiden. Dabei können Abnadelungswiderstände rein mechanisch sein. Das Abnadeln kann aber auch klonspezifisch unterschiedlich, d. h. je nach fortgeschrittener Entwässerung, beginnen.

Die Ergebnisse dieses Versuches sind demnach unterschiedlich zu relativieren. Es besteht die Möglichkeit, daß in beiden Versuchsvarianten im Überdauerungsvermögen - vom Mittelwert der Überlebensrate ausgehend - zumindest die Klone Gr 1 und R 1 überbewertet worden sind. Im Filclair-house sind die Klone R 14 und R 16 wahrscheinlich resistenter, als es die graphische Darstellung wiedergibt.

Diese Relativierung darf jedoch nicht zu dem Schluß führen, das Abnadeln sei für die Ermittlung des Austrocknungsvermögens eine unbrauchbare Größe. Die Brauchbarkeit dieses Kriteriums wird durch die Korrelation zwischen Abnadelung und Überlebensrate bezeugt.

Im Großen und Ganzen unterscheiden sich die Abnadelungsspannen von Klon zu Klon auffallend, wie auch das durchschnittliche in Tagen ausgedrückte Überdauerungsvermögen der Tabelle 2 zeigt.

Tabelle 2: Durchschnittliches Überdauerungsvermögen (in Tagen) (= ÜDV) und Überlebensrate (= ÜR) des Austrocknungsversuches 1979

Klon	Filclair-house		Freiland, überdacht	
	ÜDV	ÜR	ÜDV	ÜR
R 1	42	-	66	2
2	40	3	63	2
4	49 Max.	3	80 Max.	2
14	45	5	76	2
16	33 Min.	3	58 Min.	-
17	36	3	63	4
20	41	4	73	4
T 6	41	1	73	4
Hl 1	39	2	58	3
Oe 1	38	3	59	2
Sa	40	3	59	2
Su 1	40	3	68	2
Sc 1	44	1	76	4
Gr 1	40	-	67	-

4.2.5 Zusammenfassendes Ergebnis der verschiedenen Trockenresistenzversuche

Der Vergleich der unter verschiedenen Zielsetzungen angesetzten Versuche offenbart trotz unterschiedlichem Pflanzenmaterials und anders gearteter Stressituationen interessante Parallelen:

4.2.5.1 Resistenzverhalten von Stecklingen bei unterschiedlichem Stress

Die Klone gehören sowohl unter Freilandbedingungen als auch bei überhöhten Lufttemperaturen, geringeren Luftfeuchten, geringerer Lichtintensität und ausgesprochener Luftruhe (Filclair-house) den gleichen Rangfolgegruppen in ihrem Trockenresistenzverhalten an. Ausgeprägt trockenresistente Klone rangieren jeweils im vorderen Drittel der Rangliste, trockenempfindliche am Ende. Größere Verschiebungen konzentrieren sich auf den indifferenten mittleren Bereich.

4.2.5.2 Vergleich des Resistenzverhaltens zwischen Stecklingen und Pfropflingen gleicher Klonzugehörigkeit

Trotz der Unterschiede in der Vermehrungsart, der Pflanzengröße, des Pflanzenalters und der Witterungseinflüsse bestehen zwischen Stecklingen und Pfropflingen keine gravierenden Differenzen im Trockenresistenzverhalten.
Dieses Ergebnis läßt folgende Aussagen zu:

Der in der wissenschaftlichen Literatur diskutierte Einfluß der Unterlage auf das Pfropfreis (KRUSCHE u. MELCHIOR 1976; MELCHIOR 1979) spielt hinsichtlich der Resistenz gegenüber der Trockenheit keine oder nur eine untergeordnete Rolle.
Dieses Ergebnis gewinnt noch an Gewicht, wenn man bedenkt, daß die verwendeten Unterlagen von dreijährigen mit Sicherheit genetisch ziemlich heterogenen Pflanzen vom Saatgut der Herkunft Oberbayern, Höhenlage 600 - 900 m, stammen.

Größere Pflanzen ergeben zumindest in der Abnadelungsspanne und im Überdauerungsvermögen eine deutlichere Differenzierung der Resistenzunterschiede zwischen den einzelnen Klonen. (Biomasse der Pfropflinge im Durchschnitt etwa 110 g Trockengewicht, der Stecklinge nur etwa 10 g). Ob dies mit dem höheren Reservewasseranteil im Sproß dieser Pflanzen oder mit einem evtl. größeren zur Verfügung stehenden Wasserreservoir in den

5,8 Litertöpfen zusammenhängt, kann durch diesen Versuch nicht entschieden werden.

4.2.6 Bildung von Resistenzgruppen

Anhand der Ergebnisse der Austrocknungsversuche lassen sich die einzelnen Klone in Gruppen ähnlichen Resistenzverhaltens zusammenfassen. Dies hat den Vorteil, daß dadurch bessere statistische Aussagen über Merkmalsunterschiede gemacht werden können.
Für den Austrocknungsversuch 1979 werden wegen der nur 14 verwendeten Klone zwei, für den 2. Austrocknungsversuch 1980 drei Resistenzgruppen gebildet. Die jeweils relativ resistente Klongruppe wird der Einfachheit halber in dieser Arbeit jeweils als R-Gruppe, die nicht resistente Gruppe als N-Gruppe bezeichnet. Die M-Gruppe umfaßt das Drittel der Klone mittleren Resistenzverhaltens des 2. Versuches von 1980.
Da der 1979 Versuch als Zielsetzung in erster Linie die Ermittlung des unterschiedlichen Überdauerungsvermögens hatte und mit den Kriterien des Abnadelns für die einzelnen Klone jeweils abgeschlossen wurde, werden bei der Einteilung in zwei Gruppen zusätzlich die gemittelten Überlebensraten und die der beiden 1980er-Versuche mit berücksichtigt. Dadurch fällt der Klon R 1 mit in die R_a-Gruppe.
Klongruppenbildung für die morphologischen, physiologischen und chemischen Untersuchungen der Pflanzen des Austrocknungsversuches von 1979 (R_a- und N_a-Gruppe).

R_a-Gruppe: R 4, R 14, Sc 1, R 20, T 6, R 1, R 17.

N_a-Gruppe: Su 1, Gr 1, R 2, Sa, Hl 1, Oe 1, R 16.

Für den Austrocknungsversuch 1980 - 2 und damit zusammenhängender weiterer Untersuchungen werden 3 Gruppen (b-Gruppen) gebildet, die die auf einer ganzen Reihe von Versuchsflächen ausgebrachten Ruhrgebiets- und Töginger Klone beinhalten.

R_b-Gruppe: R 8, R 20, R 22, T 1, T 5, R 14, T 10, R 6, R 12, R 1, T 9

M_b-Gruppe: R 23, R 17, T 7, R 26, R 24, R 18, R 13, T 3, T 6, R 10, R 3, T 2

N_b-Gruppe: R 11, R 15, T 4, R 16, R 25, R 5, T 8, R 21, R 19, R 7, R 2, R 9.

Alle anderen Klone mußten aus einer weiterführenden statistischen Betrachtung ausgeklammert werden, da sie nur in geringen Mengen nachgezogen worden sind und keine bzw. keine auswert- und vergleichbaren Versuchsflächen damit begründet worden sind. Der sich als trockenresistent in den Versuchen 1979 besonders aber in 1980 - 1 erwiesene Klon R 4 wird der R_b-Gruppe zugeschlagen. Um Verwechslungen zu vermeiden, wird darauf hingewiesen, daß die Klonbezeichnung R mit Zahl auf die Herkunft (Ruhrgebiet) hinweist und keinen Rückschluß auf das Resistenzverhalten zuläßt. Die häufig verwendete Bezeichnung R- bzw. N-Klone charakterisiert allein das Trockenresistenzverhalten ($R_{a/b}$ = relativ trockenresistent, $N_{a/b}$ = empfindlich gegenüber Trockenheit).

5 Nährelementhaushalt

5.1 Literaturüberblick

Neben genetisch fixierten Resistenzunterschieden vermögen die Umweltfaktoren Licht, Temperatur, Luftfeuchte, Wasserverfügbarkeit und Nährstoffversorgung die Pflanzen hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit gegenüber Trockenheit bzw. Immissionen zu beeinflussen. Von diesen Umweltfaktoren kann die Nährstoffversorgung im Freiland am ehesten beeinflußt werden. In vielen Versuchsergebnissen wird auf die resistenzsteigernde Wirkung von Düngungsmaßnahmen hingewiesen. Inwieweit jedoch genetisch bedingte Nährstoffgehaltsunterschiede mit der Trockenresistenz in Verbindung stehen, ist nur von wenigen Wissenschaftlern untersucht worden. Die nachstehende Tabelle 3 vermittelt eine Übersicht über die wichtigsten Arbeiten, in denen Zusammenhänge zwischen Nährstoffversorgung bzw. Nährstoffgehalt und Trockenresistenz festgestellt und diskutiert werden. Die Einbeziehung der Immissionsresistenz in den Literaturüberblick soll - unter Vorwegnahme eines Ergebnisses dieser Arbeit - dem Leser eine kritische Zusammenschau der in dieser Arbeit untersuchten Resistenzmerkmale geben.

Tabelle 3: Literaturübersicht: Trocken- bzw. Immissionsresistenz - Nährelementversorgung

Nährelement	Trockenresistenz	Immissionsresistenz	Autor(en) Jahr	Pflanzenmaterial
N	+		PHARIS u. KRAMER (1964)	Pinus sylv.
	+		TESHA u. KUMAR (1978)	Coffea arab.
	-		MOTHES (1932)	
	-		MÜLLER-STOLL (1947)	
	-		SIMONIS (1948)	
	-		GESSNER u. SCHUHMANN-PET. (1948)	Waldbäume
	-		RICHTER (1952)	
	-		SCHAIRER u. MOOSMAYER (1958)	
		+/-	ZAHN (1963)	dicot.lw.Pfl.
		+	KRAUSS (1966)	Pinus sylv.
		+	ENDERLEIN (1966)	Pinus, Picea u.a.

Nähr-element	Trocken-resistenz	Immissions-	Autor(en) Jahr	Pflanzen-material
N		+	KISSER (1966)	Erdbeeren
		+	ENDERLEIN u. KÄSTNER (1966)	Pinus sylv.
		+	DÄSSLER (1967)	Pinus, Picea u.a
		+	MATERNA u. KOHOUT (1967)	Picea abies
		-(NH_4)+(NO_3)	KELLER (1976)	Picea abies
		-(NH_4)+(NO_3)	JÄGER u. KLEIN (1976)	Pisum sativum
		-	MIDDELTON (1956)	
		-	BREWER et.al.(1961)	Spinat
		-	Mc CUNE et.al.(1966)	Gladiolen
		-	LEONE u. BRENNAN (1972)	Tabak u. Tomate
		-	KLEIN et.al. (1974)	Pisum sativum
P	+		FINK (1979)	
K	+		WALTER (1926)	
	+		RICHTER (1952)	Weizen u. Gerst
	+		WERK (1954)	Vicia faba
	+		SIMONIS u. WERK (1958)	Vicia faba
	+		BIEBL (1958)	
	+		BRÜNING (1959)	
	+		RAHTE (1959)	
	+		STEINECK (1962,1963a,1963b)	Kopfsalat
	+		HENCKEL (1964)	
	+		KRAL (1965, 1967)	Pseudotsuga
	+		BLANCHET et.al. (1967)	
	+		LINSER u. HERWIG (1968)	Lein
	+		BRECKLE u. KULL (1971)	Steppenpfl.
	+		ZECH, KOCH u. FRANZ (1971)	Pinus sylv.
	+		BRAG (1972)	Triticum u.a.
	+		REUTHER (1975)	Vicia
	+		FIEDLER (1975)	Picea abies.
	+		CHRISTERSSON (1976)	Picea, Pinus
	+		FINK (1979)	
	+		LARSEN (1980, mündl. Mitt.)	Pseudotsuga
		+	PELZ u. MATERNA (1964)	Picea abies
		+	STEPHAN (1968)	Picea abies
		+	MENGEL (1979)	(indirekt über
		+	MARSCHNER (1969)	Redoxpotential
		+	SINZ (1970)	u. Pufferkapa-
		+	JÄGER u. KLEIN (1976)	zität) Pisum sativ.
Ca	-		SIMONIS u. WERK (1958)	Vicia faba
	-		KRAL (1965, 1967)	Pseudotsuga
	-		REUTHER (1975)	Vicia
	-		CHRISTERSSON (1976)	Picea, Pinus

Nähr-element	Trocken- resistenz	Immissions-	Autor(en) Jahr	Pflanzen-material
S		+/-	SETTERSTROM, et.al.(1939)	Luzerne
		+/-	THOMAS, et.al. (1943)	
		-	LEONE u. BRENNAN (1972)	Tomate u.Tabak
		-	KLEIN et.al. (1974)	Pisum sat.
		-	JÄGER u. KLEIN (1976)	Pisum sat.
NK		+	SETTERSTROM et.al.(1939)	Luzerne,Buchwei.
		+	KRAUSS (1966)	Pinus sylv.
		+	STEPHAN (1968)	Picea abies.
		+	RANFT (1970)	Picea, Pinus
NPK		+	van HAUT u. STRATMANN (1960)	Gloxinie u.a.
		+	LAMPADIUS u. HÄUSSLER (1962)	Picea abies.
		+	ROHMEDER u. SCHÖNBORN (1965)	Picea abies.
		+	KISSER (1966)	lw. Pfl.
		+	FIEDLER (1975)	Picea abies.
		+	IL'KUN et.al. (1978)	Populus u.a.
NPCa		-	PELZ u. MATERNA (1964)	Picea abies.
Al, Mo, Co.	+		SHKOLNIK u. BOZHENKO (1974)	

Erläuterungen: + = nach Düngung bzw. bei höheren Nährelementgehalten in der Pflanze

- = bei Unterversorgung bzw. bei geringen Nährelementgehalten

ist eine höhere Trocken- bzw. Immissionsresistenz nachgewiesen.

Zusammenfassend kann festgehalten werden:

Die verschiedenen Versuchsergebnisse hinsichtlich der Wirkung von Stickstoff sind - das z. T. verschiedene Testmaterial außer acht gelassen - sehr widersprüchlich. Während nach mehreren Autoren (PHARIS und KRAMER 1964; TESHA und KUMAR 1978) Stickstoffdüngung zu einer Erhöhung der Trockenresistenz führt, berichten SCHAIRER und MOOSMAYER (1958) von einer Minderung der Resistenz bei einseitiger Stickstoffdüngung infolge schlechter Verholzung. MOTHES (1932), MÜLLER-STOLL (1947), SIMONIS (1948), GESSNER und SCHUMANN-PETERSON (1948) und RICHTER (1952) beschreiben beobachtete Xeromorphosen, die sich bei Stickstoffmangel bilden und der Trockenheit entgegen wirken.
Ähnliche Differenzen bestehen in der Literatur hinsichtlich der Resistenzwirkung des Stickstoffs gegenüber Immissionen. In der älteren Literatur werden Beobachtungen einer Resistenzförderung durch Stickstoff von ZAHN (1963), KRAUSS (1966), ENDERLEIN (1966), KISSER (1966), ENDERLEIN und KÄSTNER (1966), DÄSSLER (1967) und MATERNA und KOHOUT (1967) mitgeteilt. Die positive Wirkung entsteht dabei meist auf Stickstoffmangelstandorten. Verschiedene Ergebnisse ergeben sich auch aus der Wirkung einer Mischdüngergabe. Neuere Versuche weisen darauf hin, daß die Verbindung des angebotenen bzw. aufgenommenen Stickstoffes entscheidende Auswirkung zeigt. Während nach KELLER (1976) und JÄGER und KLEIN (1976) mit einer steigenden Ammoniumversorgung über das Absinken der Pufferkapazität eine Resistenzminderung eintritt, ist dieser Effekt bei einer Nitratversorgung nicht zu beobachten. MENGEL (1968) und MERKEL (1973) berichten ebenfalls von ungünstigen Wirkungen hoher Ammoniumgaben auf den pflanzlichen Stoffwechsel.

Ganz allgemein stellen KLEIN, JÄGER und STEUBING (1974), LEONE und BRENNAN (1972) bei Stickstoffmangel eine geringere Schädigung durch Immissionen fest. SETTERSTROM et. al. (1939) und THOMAS et. al. (1943) können dies nicht nachweisen, dagegen

beobachtet H. KELLER (1976) eine eher ungünstige Wirkung übermäßiger Stickstoffdüngung. In die gleiche Richtung weisen Ergebnisse von T. KELLER (1971), der mit zunehmenden Stickstoffgehalt der Nadeln ein Ansteigen der Transpiration feststellt, was sowohl zu einer erhöhten Schadstoffaufnahme wie auch höherer Wasserabgabe führen dürfte.
Die bekannten Versuchsergebnisse hinsichtlich des Stickstoffs und dessen Wirkung auf die Frostresistenz sind auffallend ähnlich. Optimale Stickstoffernährung und Überernährung führen nach LARSEN (1976) und KOSKELA (1970) zu einer größeren Früh- und Winterfrostempfindlichkeit der Pflanzen, geringe Stickstoffversorgung hingegen zu einer Erhöhung der Kälteresistenz (GESSNER und ZWERENZ, 1950).

Auffallend eindeutig scheint hingegen die Wirkung des Kaliums zu sein. In zahlreichen Versuchen wird die Trocken- bzw. die Immissionsresistenz durch gezielte Kaliumdüngergaben erhöht (Trockenresistenz: CHRISTERSSON 1976; LARSEN, mündl. Mitteilung 1980; Immissionsresistenz: FIEDLER 1975; JÄGER und KLEIN 1976; STEPHAN 1968, u. a.).
RICHTER (1952) beobachtet bei Weizen und Gerste bei Kultur in trockener Luft durch Kalidüngung eine Verstärkung der Xeromorphosen, wobei die Tendenz zur Xeromophie bei den dürreresistenten Sorten größer ist als bei den dürreempfindlichen.

Natürliche Unterschiede im Kaliumgehalt weist KRAL (1965, 1967) bei Pseudotsuga douglasii nach. Herkünfte mit höherem Kaliumgehalt erweisen sich als trockenresistenter.
KRAL (Vortrag gehalten im April 1980 anläßlich des internationalen Tannensymposiums der IUFRO in Wien) findet auch bei aus sehr trockenen Gebieten stammenden Tannenherkünften vergleichsweise hohe Kaliumgehalte (z. B. Abies cilicica).
Ein Ansteigen des Kaliumgehaltes bei zunehmender Trockenheit beschreiben WERK (1954), SIMONIS und WERK (1958) bei Vicia-Arten.

Schließlich stellen PELZ und MATERNA (1964) einen höheren Kaliumgehalt bei relativ immissionsresistenten Fichten fest.

Die Literaturauswertung hinsichtlich der Wirkung des Stickstoffs und des Kaliums deuten auf eine Koppelung bzw. mindestens aber auf Zusammenhänge zwischen Trocken- und Immissionsresistenz hin.

Über eine resistenzsteigernde Wirkung des Phosphors sind keine Versuchsergebnisse bekannt. Jedoch führt eine optimale Phosphorversorgung indirekt über die Förderung des Wurzelwachstums zu einer besseren Wasserversorgung und damit höheren Trockenresistenz (FINK 1979).

Ein hoher Calciumgehalt bedingt durch den bestehenden Antagonismus zum Kalium in der Regel einen niedrigeren Kaliumgehalt. Calcium wirkt somit resistenzmindernd (CHRISTERSSON 1976).

Der Schwefelgehalt scheint nur in Verbindung mit der Immissionsresistenz eine Rolle zu spielen. JÄGER und KLEIN (1976) erörtern auf Grund ihrer Versuchsergebnisse die Möglichkeit, mangelnde Schwefelversorgung könne bei niedrigen SO_2-Begasungskonzentrationen eine Verzögerung des Eintritts von Immissionsschäden bewirken.

Neben der resistenzbeeinflussenden Wirkung dieser Makronährstoffe wirken nach SHKOLNIK und BOZHENKO (1974) Mikronährstoffe wie Aluminium, Molybdän und Kobalt positiv auf die Trockenresistenz.

Die Düngung mit mehreren Nährelementen ergibt ebenfalls eine unterschiedliche Wirkung gegenüber der Immissionsresistenz. PELZ und MATERNA (1964) zeigen in ihren Versuchen, daß Pflanzen mit Nährstoffmangel rauchhärter sind als die mit ausreichender Stickstoff-, Calcium- und Phosphorversorgung. Dagegen sprechen

Ergebnisse von KISSER (1966), SETTERSTROM und ZIMMERMANN (1939), ROHMEDER und SCHÖNBORN (1965), FIEDLER (1975), IL'KUN et. al. (1978), van HAUT und STRATMANN (1960) und LAMPADIUS und HÄUSSLER (1962). KELLER und JÄGER (1980) meinen nach ihren Ergebnissen von Düngungsversuchen, daß gut ernährte Bäume auf Düngung kaum mit einer Resistenzsteigerung gegen Immissionseinfluß reagieren.

5.2 Methode

In den bisher bekannt gewordenen Arbeiten ist es fast ausschließlich Ziel der Untersuchungen, resistenzsteigernde Einflüsse von Düngergaben zu ermitteln. Die vorliegende Arbeit soll erkunden, in welchem Maße bestehende, also vermutlich genetisch bedingte Unterschiede im Nährelementhaushalt von gut mit Nährstoffen versorgten Fichtenherkünften bzw. Klonen mit einem Resistenzmechanismus in Verbindung stehen.
Da die für die Versuche verwendeten Pflanzen unter nahezu einheitlichen optimalen Standortsbedingungen erzogen wurden, konnte aus den klonspezifischen Nährelementgehalten geschlossen werden, daß diese im wesentlichen genetisch bedingt sind.
Die Gewinnung des Nadelmaterials erfolgte nach den bekannten standardisierten Vorschriften.
Es wurden die Gehalte der Makroelemente Stickstoff, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Schwefel ermittelt.
Der Aufschluß zur Stickstoffbestimmung erfolgte nach KJELDAHL mit anschließender Titrierung mit H_2SO_4 zur Ermittlung der quantitativen Menge an NH_3.
Zur Bestimmung von Kalium, Calcium, Magnesium und Phosphor wurden die Proben zunächst verascht. Aus der sauren Aschelösung wurden die Gehalte an Kalium, Calcium und Magnesium mit Hilfe der Atomabsorptionsspektrometrie, die des Phosphors colorimetrisch mit Ammoniummolybdat ermittelt. Der Schwefelgehalt wurde mit Schwefelanalysenautomaten festgestellt (siehe Abschnitt 8.3.2.1).

5.3 Zusammenhänge zwischen Nährelementgehalt und Trockenresistenz (Ergebnisse)

5.3.1 Allgemeines zu den Nährelementanalysen

Nährelementanalysen wurden von Pflanzen der Austrocknungsversuche 1979 (Pfropflinge) und 1980 - 2 (Stecklinge) durchgeführt. Die Analysenproben der Pflanzen des Austrocknungsversuches 1979 wurden nach Beendigung des Versuches gewonnen. Es wurde unterstellt, daß durch die relativ kurzen Stressperioden keine oder nur eine unbedeutende klonspezifische Beeinflussung der Nährelementgehalte entstand. Die beim 2.ten Austrocknungsversuches von 1980 zu Versuchsbeginn ermittelten Nährelementgehalte brachten nahezu die gleichen Gehaltsunterschiede zwischen resistenten und nicht resistenten Klonen; sie bestätigen somit die Richtigkeit der Unterstellung.

Die Nährelementgehalte der folgenden Tabellen und der Anlagen 5 und 6 sind jeweils Mittelwerte von 2-fach Bestimmungen in der Einheit Milligramm pro Gramm Nadeltrockengewicht (65 ^{o}C, 24 Stunden).

Statistisch abgesichert sind die Nährelementgehalte der im Austrocknungsversuch 1979 verwendeten Klone und die durch Resistenzgruppenbildung im Austrocknungsversuch 1980 - 2 zusammengefaßten Stecklingsklone.

Die Ergebnisse der Schwefelgehaltsanalysen sind wegen der besonderen Bedeutung hinsichtlich der Beurteilung der Immissionsresistenz in Abschnitt 8.4.1.3 dargestellt.

Die Nährelementgehalte sind innerhalb der Klone überwiegend normal verteilt (nach KOLMOGOROV-SMIRNOV-Test). Dies wird bei den Korrelationsberechnungen und Signifikanztests berücksichtigt (Anwendung des SPEARMAN bzw. KENDALL-Korrelationstests bzw. des WILCOXON-MANN-WHITNEY-Testes).

5.3.2 Interklonale Niveauunterschiede im Nährelementgehalt

Die Unterschiede im Nährelementgehalt zwischen den einzelnen Klonen sind größtenteils signifikant. Innerhalb der Klone weichen die Werte der einzelnen Pflanzen weit weniger voneinander ab. Die nachfolgende Gegenüberstellung je eines relativ trockenresistenten bzw. trockenheitsempfindlichen Klones veranschaulicht dies.

Tabelle 4: Inter- und intraklonale Unterschiede im Nährelementgehalt - Einzelpflanzenwerte

Klon	N	P	K	Ca	Mg
R 4	9,80	2,29	8,18	2,15	0,51
	10,64	2,01	7,04	1,98	0,49
	9,10	2,21	8,80	2,74	0,59
	9,91	1,96	6,20	4,00	1,09
	9,45	2,31	9,06	3,86	0,98
	10,08	2,47	7,03	1,66	0,47
	10,64	2,28	7,00	3,32	0,75
	9,59	2,36	7,98	3,34	0,86
	8,44	2,14	8,43	3,33	0,58
	9,73	2,12	7,30	2,60	0,82
	10,47	1,98	6,90	2,10	0,85
	9,94	2,11	7,65	2,53	0,49
	10,99	2,48	8,30	2,93	0,47
	11,90	1,80	5,30	2,60	0,83
	6,93	1,89	6,06	2,73	0,67
Mittel	10,06	2,23	7,34	3,02	0,74
Su 1	9,73	2,11	5,74	1,81	0,44
	10,08	1,84	4,35	2,62	0,69
	7,70	1,75	5,85	2,15	0,73
	8,65	1,81	5,14	2,80	0,84
	8,37	2,34	7,08	3,21	0,59
	7,91	1,86	4,76	4,47	1,16
	9,73	1,89	5,15	3,05	0,80
	9,24	2,02	5,70	2,60	0,87
	7,98	1,95	5,57	2,85	0,75
Mittel	9,03	1,99	5,47	3,25	0,86

Die gewonnen Analysenergebnisse dokumentieren, daß trotz gleicher Anzuchtbedingungen - einheitliches Bodensubstrat mit wahrscheinlich gleichmäßigem Chemismus - starke klonspezifische Differenzierungen der Elementkonzentrationen bestehen. Diese sind nach EVERS (1973, 1979) beständig und eignen sich für Klonidentifikationen und Frühtests.

5.3.3 Nährelementgehalte der Klone bzw. der Klongruppen in der Reihenfolge ihrer Trockenresistenz

Tabelle 5: Mittlere Nährelementgehalte der Klone (Pfropflinge) des Austrocknungsversuches 1979 - bei Versuchsende

Klongruppe/ Klon	N	P	K	Ca	Mg	K/Ca	K/Ca+Mg
R_a-Gruppe							
R 4	9,84	2,16	7,42	2,79	0,70	2,80	0,81
R 14	8,60	2,09	6,12	3,08	0,87	2,08	0,54
Sc 1	9,65	2,05	5,50	2,21	0,64	2,58	0,68
R 20	9,70	2,05	7,00	2,08	0,64	3,57	0,90
T 6	9,25	1,91	5,84	2,87	0,78	2,16	0,58
R 1	9,46	2,09	5,21	1,91	0,67	2,81	0,64
R 17	7,18	1,73	7,46	3,16	0,81	1,88	0,81
Mittel	9,18	2,04	6,37	2,59	0,83	2,67	0,70
N_a-Gruppe							
Su 1	8,82	1,95	5,48	2,84	0,76	2,05	0,56
Gr 1	9,84	1,81	5,18	2,31	0,66	2,42	0,64
R 2	10,12	2,38	5,90	2,92	0,64	2,05	0,65
Sa	10,27	2,33	5,39	3,14	0,92	1,76	0,48
Hl 1	8,82	2,13	5,60	2,85	0,82	2,04	0,54
Oe 1	10,29	2,00	5,80	3,04	0,90	1,93	0,50
R 16	9,51	2,02	6,75	2,81	0,71	2,45	0,72
Mittel	9,65	2,07	5,76	2,82	0,76	2,67	0,70

Tabelle 6: Mittlere Nährelementgehalte der verschiedenen Resistenzgruppen des Austrocknungsversuches 1980 - 2 (Stecklinge) - bei Versuchsanfang

Klongruppe	N	P	K	Ca	Mg	K/Ca	K/Ca+Mg
R_b	8,16	1,57	6,83	2,94	0,71	2,35	1,88
M_b	8,27	1,47	6,37	2,53	0,60	2,61	2,43
N_b	10,78	1,44	6,27	2,46	0,67	2,59	2,02

Die Klone sind - nach Auswertung ihres Trockenresistenzverhaltens - in Tabelle 5 in ihrer Reihenfolge der Trockenresistenz aufgeführt und wie auch in Tabelle 6, zu Resistenzgruppen zusammengefaßt (R = relativ resistent, N = nicht resistent; siehe Abschnitt 4.2.6). In Tabelle 6 ist auf eine klonweise Aufzeichnung der Nährelementgehalte verzichtet, da jeweils nur eine Analyse pro Klon durchgeführt wurde. Für direkte Rückschlüsse auf das Trockenresistenzverhalten sind - wegen der doch vorkommenden intraklonalen Unterschiede - die Einzelwerte nicht sehr zuverlässig (Werte siehe Anlage 6). Die mit zahlreichen Analysen gut abgesicherten Ergebnisse der Tabelle 5 bestehen nicht nur zu Versuchsende sondern gleichermaßen zu Versuchsbeginn (Anlage 5.1). Auch zu Versuchsabschluß analysierte, nicht gestreßte Freilandpflanzen weisen die gleichen Unterschiede auf. Analysenwerte im nachfolgenden Winter (Anlage 5.3) ergeben vergleichbare Ergebnisse, die sich jedoch wegen der geringen Anzahl der analysierten Pflanzen statistisch nicht absichern ließen.

5.3.4 Makronährelement - Konzentrationen

Alle aus den Analysen gezogenen Folgerungen beziehen sich auf die Variationsbreite der gefundenen Nährelementgehalte. Direkte Resistenzaussagen von darüber bzw. darunterliegenden Nährelementbereichen sind hieraus nicht abzuleiten.

5.3.4.1 Stickstoff

Tabelle 7: Mittlere Stickstoffgehalte der Resistenzgruppen

	R_a-Gruppe	N_a-Gruppe	Unterschiede
Versuch 1979: a) Freiland	9,08 n = 45	9,66 n = 50	x (1,01 %)
b) Filclair-house	9,36 n = 26	9,61 n = 19	n. s.
a + b zusammen	9,18 n = 71	9,65 n = 69	n. s. (5,18%)
	R_b-Gruppe	N_b-Gruppe	
Versuch 1980 - 2:	8,16 n = 11	10,78 n = 12	n. s.

Die Gruppen der relativ trockenresistenten Klone haben niedrigere Stickstoffgehalte. Auch der Vergleich der im 1979er Versuch zuerst abgenadelten Pflanzen aller Klone mit denen, die erst viel später, nämlich gegen bzw. nach Versuchsabschluß noch abnadelten, ergibt den gleichen ebenfalls signifikanten Unterschied. Die frühzeitig abnadelnden Pflanzen haben einen höheren Stickstoffgehalt, der auf einem Signifikanzniveau von 4,29 % gesichert ist.

5.3.4.2 Phosphor

Hinsichtlich des genetisch bedingten Phosphorgehaltes lassen sich bei der statistischen Gegenüberstellung der Klongruppen keine Unterschiede erkennen. Auch ergibt sich kein nachweisbarer Zusammenhang zwischen Phosphorgehalt und Ausbildung des Wurzelwerks bzw. Nadel/Wurzel-Verhältnis.

5.3.4.3 Kalium

Tabelle 8: Mittlere Kaliumgehalte der Resistenzgruppen

	R_a-Gruppe	N_a-Gruppe	Unterschiede
Versuch 1979: a) Freiland	6,18	5,72	
	n = 45	n = 52	n. s. (7,63 %)
b) Filclairhouse	6,70	5,86	
	n = 26	n = 19	x (1,44 %)
a + b zusammen	6,37	5,76	
	n = 71	n = 71	x (0,36 %)
	R_b-Gruppe	N_b-Gruppe	
Versuch 1980 - 2:	6,83	6,27	
	n = 11	n = 12	x (0,20 %)

Der bei den Versuchen und Standortsvarianten signifikant unterschiedliche Kaliumgehalt zwischen den trockenresistenten und

nicht resistenten Klonen und Klongruppen dürfte ein Hinweis dafür sein, daß neben dem Stickstoff auch dem Kalium eine entscheidende Bedeutung hinsichtlich der Trockenresistenz zukommt. Auch innerhalb der Klone besteht eine Tendenz, die die Folgerung zuläßt, Pflanzen mit höherem Kaliumgehalt überstehen den Trockenstress besser.

Außerdem ist nach Tabelle 5 bemerkenswert, daß die R_a-Gruppe ein hochsignifikant höheres K/Ca-Verhältnis (0 % Irrtumswahrscheinlichkeit bei $n_{Ra} = 71$; $n_{Na} = 71$!) und ein signifikantes K/(Ca+Mg)-Verhältnis (0,56 % Irrtumswahrscheinlichkeit) aufweist. Daraus läßt sich eine dem Kalium gegenüber der Trockenresistenz entgegengesetzte Wirkung vor allem des Calciums, aber auch des Magnesiums ableiten. Für das Kalium-/Calcium-Verhältnis weist darauf schon KRAL (1965, 1967), für das Magnesium bestätigen diesen Antagonismus die Untersuchungen von GRIMME et. al. (1974).
Dies läßt sich auch aus der Tatsache ableiten, daß Klone mit annähernd gleichem Kaliumgehalt umso trockenresistenter sind je weiter das K/Ca-- bzw. K/(Ca+Mg)-Verhältnis ist (vgl. Klon Sc 1 mit Su 1, R 2, Sa, Hl 1). Das gleiche gilt für intraklonale Unterschiede im Resistenzverhalten.
Innerhalb der Klone scheint jedoch dem Nadel/Wurzel-Verhältnis eine gewichtigere Bedeutung zuzukommen, da diese Unterschiede zwischen den zuerst und später abnadelnden Pflanzen viel signifikanter sind als die Unterschiede im Stickstoff- bzw. Kaliumgehalt (siehe Abschnitt 6.3.2.2).
Die außerordentliche Bedeutung des Kaliums zeigt sich, wenn der Kaliumgehalt mit den Ergebnissen der Wasserhaushaltsuntersuchungen in Verbindung gebracht wird (Abschnitt 6). Demnach bestehen offenkundige Zusammenhänge zwischen Kaliumgehalt und Wassergehalt, Wasserverbrauch, Transpirationsrate und Wasserpotential der Pflanze sowie der Aufnahme an immissionsbedingtem Schwefel.

5.3.4.3.1 Kaliumgehalt und Wassergehalt

Der mit der kutikulären Transpiration ermittelte Wassergehalt von 5 cm langen Zweigabschnitten ergibt für die Resistenzklone (R_b) signifikant höhere Werte (siehe Abschnitt 6.3.4). Dieser höhere Wassergehalt läßt sich durch den auf den Wasserhaushalt der Pflanze wirkenden spezifischen Einfluß des Kaliums erklären. Kalium ist ein ausgesprochen osmotisch wirksames Element, das zur Quellung und somit zur Wasseranreicherung des Protoplasmas beiträgt. In Abschnitt 5.5.2.3 sind Ursachen und Wirkung des höheren Wassergehaltes trockenresistenter Arten und Sorten diskutiert.

5.3.4.3.2 Kaliumgehalt und Wasserverbrauch

Klone mit höheren Kaliumgehalten verbrauchen bei normaler Wasserversorgung weniger Wasser, wie aus der Anlage 7 zu ersehen ist. Klon R 14 gibt ein anschauliches Bild davon, daß dieses Ergebnis auch für Pflanzen eines Klones zutrifft.

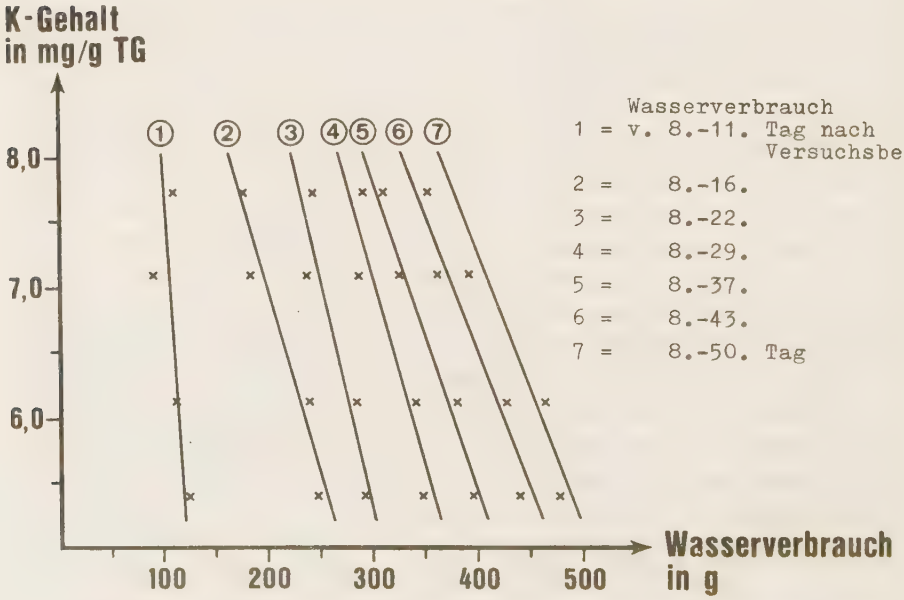


Abbildung 4: Kaliumgehalt und Wasserverbrauch (Versuch 1979)

Ebenso läßt Abbildung 4 eindrucksvoll erkennen, wie sich insbesondere vom 11. - 16. Tag der Wasserverbrauch mit zunehmendem Wasserdefizit bei den Pflanzen mit geringerem Kaliumgehalt erhöht.

5.3.4.3.3 Kaliumgehalt und Transpirationsrate

Tabelle 9: Kaliumgehalt und Transpirationsrate (bei guter Wasserversorgung)

	Klon	K-Gehalt	Transpirationsrate in g/g Nadel-TG
R_b-Gruppe	R 1	8,00	6,1
	R 6	7,35	6,5
	R 8	8,00	9,3
	R 12	6,95	7,7
	R 14	6,95	13,8
	R 20	7,50	9,4
	R 22	5,90	8,8
	T 1	6,95	6,8
	T 5	5,40	7,5
	T 9	5,90	11,6
	T 10	6,20	6,6
Mittelwert:		6,83	7,85
N_b-Gruppe	R 2	5,90	14,4
	R 5	5,70	13,8
	R 7	-	7,9
	R 9	6,75	9,4
	R 11	7,45	16,7
	R 15	6,10	10,6
	R 16	6,00	14,5
	R 19	8,10	13,1
	R 21	5,85	14,0
	R 25	5,60	16,6
	T 4	5,95	6,9
	T 8	5,60	8,7
Mittelwert:		6,27	12,22

Die Ergebnisse hinsichtlich des Wasserverbrauches finden ihre Entsprechung in der Transpirationsrate. Klone und auch Pflanzen mit höherem Kaliumgehalt haben eine geringere sommerliche Transpiration (siehe auch Abschnitt 6.3.3.2).
Die Kaliumgehalte sind Einzelwerte des zweiten Austrocknungsversuches 1980. Der höhere Kaliumgehalt der R_b-Gruppe ist mit

einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,20 % gesichert. Die Transpirationsrate ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,33 % erheblich niedriger.

5.3.4.3.4 Kaliumgehalt und Wasserpotential

Die an Kalium reicheren Klone (Resistenzklone) haben bei normaler Wasserversorgung frühmorgens vor Sonnenaufgang, wenn sich das Wasserpotential der Pflanze (siehe Abschnitt 6.2.1.1) mit dem des Bodens in einem Gleichgewichtszustand befindet, in der Regel ein niedrigeres Wasserpotential (Anlage 9).
Dieses Wasserpotential steigt - bedingt im wesentlichen durch die geringere Transpiration - bei Trockenstress im Verhältnis geringer als bei den weniger trockenresistenten Klonen.

Tabelle 10: Kaliumgehalt und Wasserpotential der Resistenzgruppen bei normaler und zunehmend angespannter Wasserversorgung (Versuch 1980 - 2).

	nächtliche Wasserpotentialwerte nach Tagen vom Versuchsbeginn (Freiland, überdacht)							Kaliumgehalt (mg)
Versuch 1979	1	8	11	17	21	29	43	
R_a-Gruppe	4,1	6,2	11,0	18,4	25,0	34,8	41,2	6,18
N_a-Gruppe	4,4	7,9	13,4	20,1	26,3	34,0	45,8	5,72
Versuch 1980-2	1	8	15	18	23			
R_b-Gruppe	4,1	8,1^x	20,0	26,3	33,7			6,83
N_b-Gruppe	5,0	11,3^x	24,6	31,3	36,0			6,27

Mehrere Korrelationen bestätigen den Zusammenhang zwischen K-Gehalt und Wasserpotentialhöhe.
So ergibt sich eine signifikante Korrelation für die R_b-Gruppe (Versuch 1980 - 2) zwischen den winterlichen K-Gehalten

(Anlage 5.4) und den gemessenen Werten des Wasserpotentials 8 Tage nach Versuchsbeginn ($r = 0,84$; $n = 9$; $P = 0,5$ % - Abb. 5 a). 18 Tage nach Versuchsbeginn besteht ebenfalls noch eine Korrelation, die jedoch knapp über der Signifikanzschwelle liegt ($r = 0,65$; $n = 9$; $P = 5,6$ % - Abb. 5 b).

Knapp über der Signifikanzschwelle liegt die Korrelation der Mittelwerte der sommerlichen K-Gehalte mit den Wasserpotentialwerten gegen Versuchsende (28. 8.) im Austrocknungsversuch 1979. ($r = 0,42$; $n = 14$; $P = 7$ %).

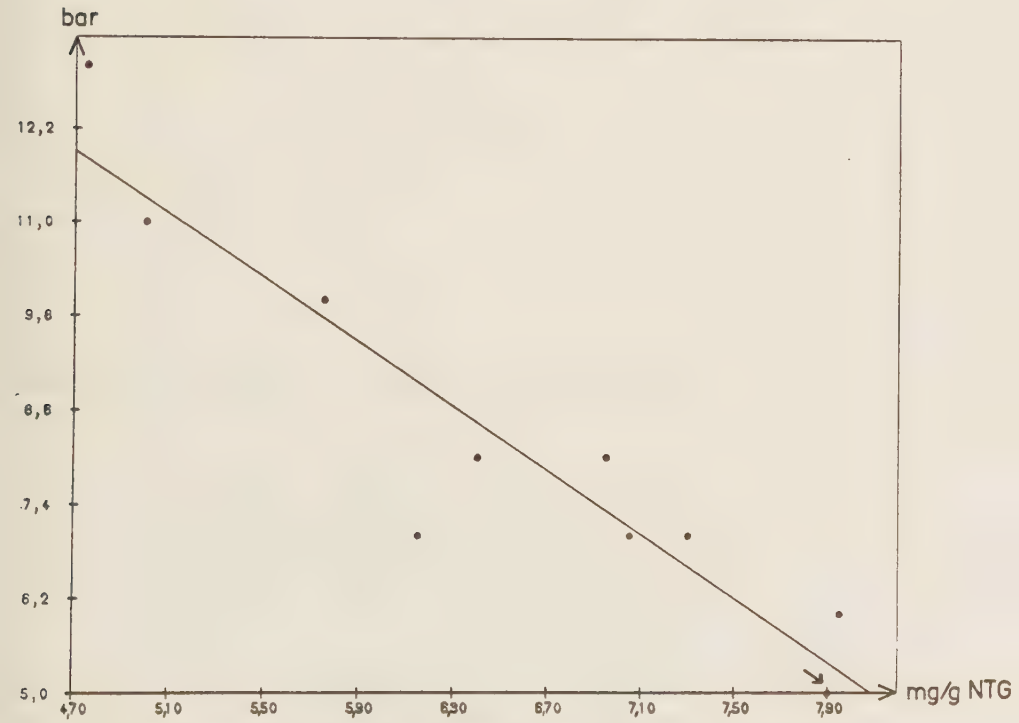


Abbildung 5 a: Korrelation zwischen K-Gehalt (im Winter) und Wasserpotential zu Versuchsbeginn der R_b-Gruppe (gemessen am 5.8.80 frühmorgens vor Sonnenaufgang).

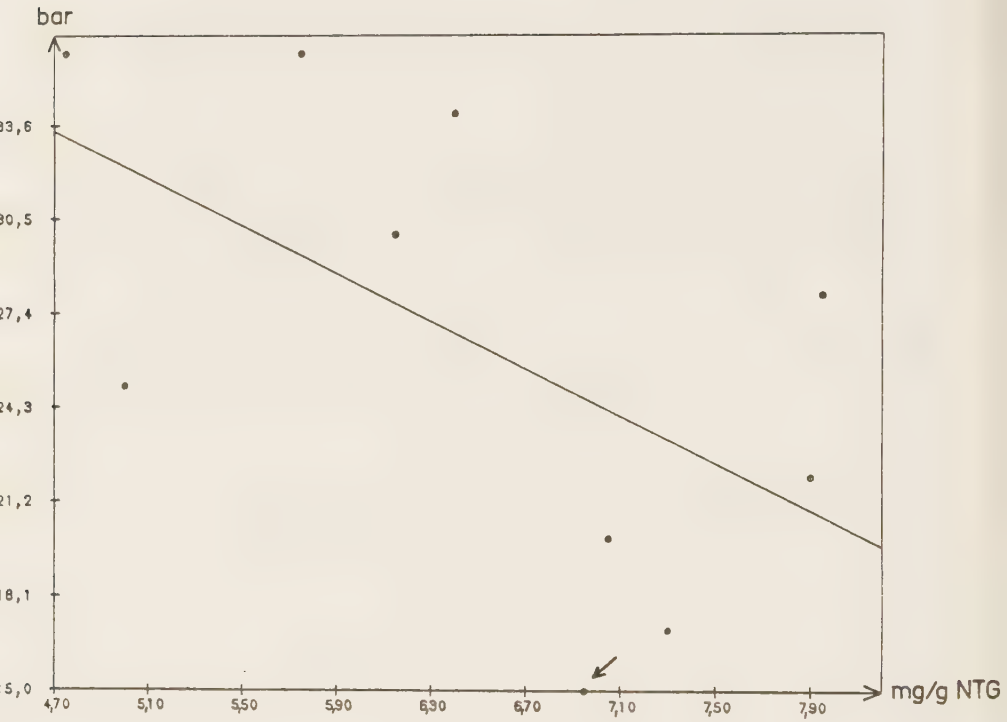


Abbildung 5 b: Korrelation zwischen K-Gehalt (im Winter) und Wasserpotential nach fortgeschrittenem Trockenstress der R_b-Gruppe (gemessen am 22. 8. 80 frühmorgens vor Sonnenaufgang).

5.3.4.3.5 Kalium und Wuchsleistung

Der Vergleich der Kaliumwerte mit dem Sproß- (= Baumhöhe) und Wurzel (= Wurzelmasse) wachstum ergibt signifikante Korrelationen in der Weise, daß mit zunehmendem Kaliumgehalt (innerhalb eines optimalen Bereiches - siehe Abschnitt 5.5.1) Baumhöhe und Wurzelmasse geringer werden. Die Regressionsgeraden der Abb. 6 a und 6 b machen dies deutlich.

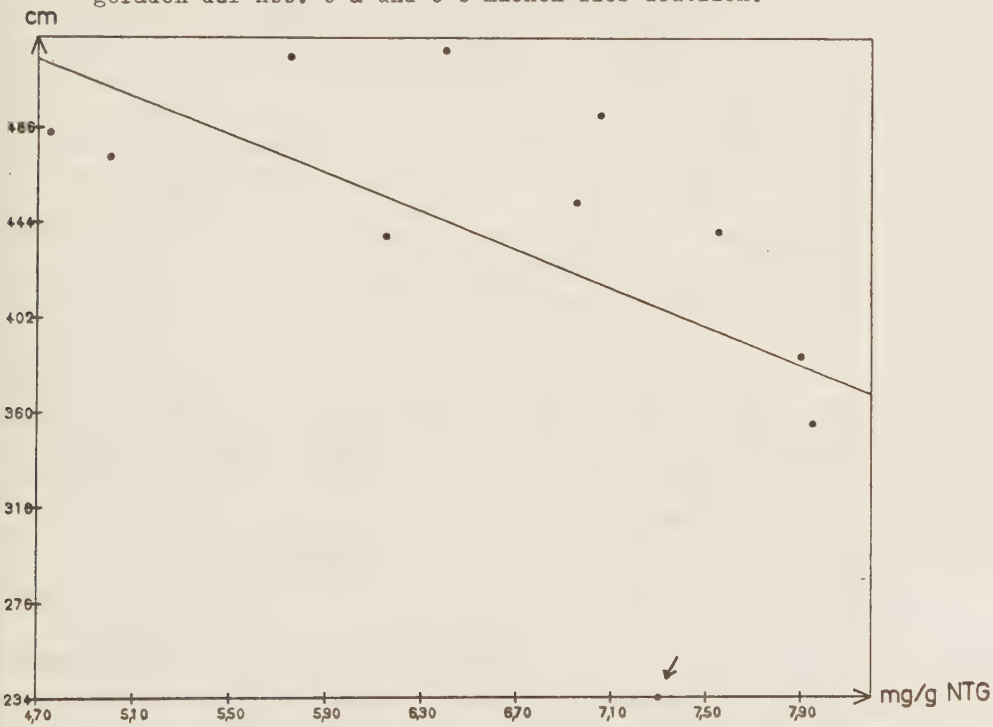


Abbildung 6 a: Korrelation zwischen K-Gehalt (im Winter) von Pfropflingen der Erhaltungsfläche Grafrath und der Baumhöhe von Pfropflingen auf der Versuchsfläche Haltern der R_b-Gruppe ($r = -0,65$; $n = 10$; 4,2 %)

Die Verteilung der Werte weist eher auf eine Kurve hin, die bei einem K-Gehalt von ca. 6,50 mg ein Maximum zu erreichen scheint, um dann bei weiter steigenden K-Gehalten einen Abfall der Wuchsleistung zu bewirken.

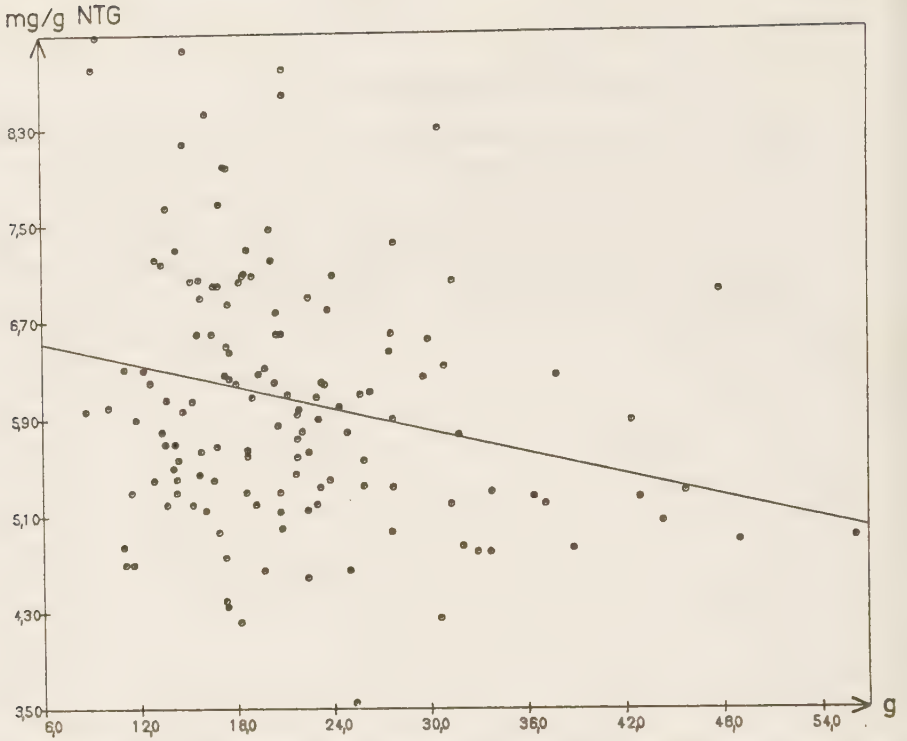


Abbildung 6 b: Korrelation zwischen K-Gehalt und Wurzelmasse der Versuchspfropflinge (Austrocknungsversuch 1979, Variante 1 und 2; r = -0,23; n = 142; 0,4 %)

Ein ähnliches Bild ergibt sich hinsichtlich der Korrelation zwischen K-Gehalt und Wurzelmasse. Auch hier scheinen hohe K-Gehalte mit einer geringeren Wurzelwerksausbildung in Verbindung zu stehen. Hinsichtlich des Höhenwuchses decken sich diese Ergebnisse auch mit denen des Abschnittes 7. Die trockenresistente Klongruppe schneidet auf nahezu allen Standorten gegenüber den nicht resistenten Klonen deutlich schlechter ab. Eventuelle Ursachen und Zusammenhänge zu physiologischen Zustandsgrößen werden im Abschnitt 7.4 diskutiert.

5.3.4.3.6 Kaliumgehalt und Aufnahme von immissionsbedingtem Schwefel

Die mit höherem Kaliumgehalt zusammenhängende geringere Transpiration muß - unter Vorwegnahme von Ergebnissen der Resistenz

gegen die Schadstoffaufnahme in Abschnitt 8.4.1.3 - zwangsläufig zu unterschiedlichen Schadstoffgehalten in den Nadeln immissionsbeeinflußter Pflanzen führen. Der Vergleich unterschiedlich geschädigter Pflanzen des gleichen Klones auf derselben Versuchsfläche, also bei gleichen Freilandbegasungsbedingungen, ergibt, daß in nahezu allen Fällen die Pflanzen mit höherem Schwefelgehalt und stärkerem Schadsymptom einen niedrigeren Kaliumgehalt aufweisen. Die bisherigen Versuchsergebnisse lassen deshalb keinen Zweifel darüber aufkommen, daß diese Unterschiede im Kaliumgehalt primär vorhanden und nicht eine Folge der Immissionsbelastung sind. Für die anderen untersuchten Makronährelemente bestehen keine Gesetzmäßigkeiten; sie streuen erheblich.

Die Zusammenhänge des Kaliumgehaltes mit all diesen Größen ist ein Beweis für die große Bedeutung und den unbestreitbaren Einfluß des Kaliums auf den Wasserhaushalt der Pflanze.

5.3.4.4 Calcium

Tabelle 11: Mittlere Ca-Gehalte der Resistenzgruppen (Versuch 1979)

	R_a-Gruppe	N_a-Gruppe	Unterschiede
Freiland-Pflanzen:	2,46 n = 45	2,92 n = 52	x (0,10%)
alle Versuchspflanzen:	2,59 n = 71	2,82 n = 71	x (0,44 %)

Im Gegensatz zum Kalium hat die R_a-Gruppe einen signifikant niedrigeren Ca-Gehalt.
Eine ausgeprägte Korrelation zwischen Calcium und Kalium besteht jedoch nicht (SPEARMAN-Korrelationen, n = 142, r = 0,1347; 4,9 %), dagegen aber eine Korrelation zwischen Calcium und Magnesium (siehe Abschnitt 5.3.4.5).
Auf die Wirkung des Calciums als Antagonist zum Kalium ist bereits im vorhergehenden Abschnitt eingegangen worden.

5.3.4.5 Magnesium

Tabelle 12: Korrelation zwischen Ca- und Mg-Gehalt (Versuch 1979)

	Anzahl	Korr.-Koef.	Irrtumswahr.
a)Freiland	99	0,4739	x(0,1 %)
b)Filclair-house	47	0,8221	x(0,1 %)
a+b zusammen	146	0,6088	x(0,1 %)

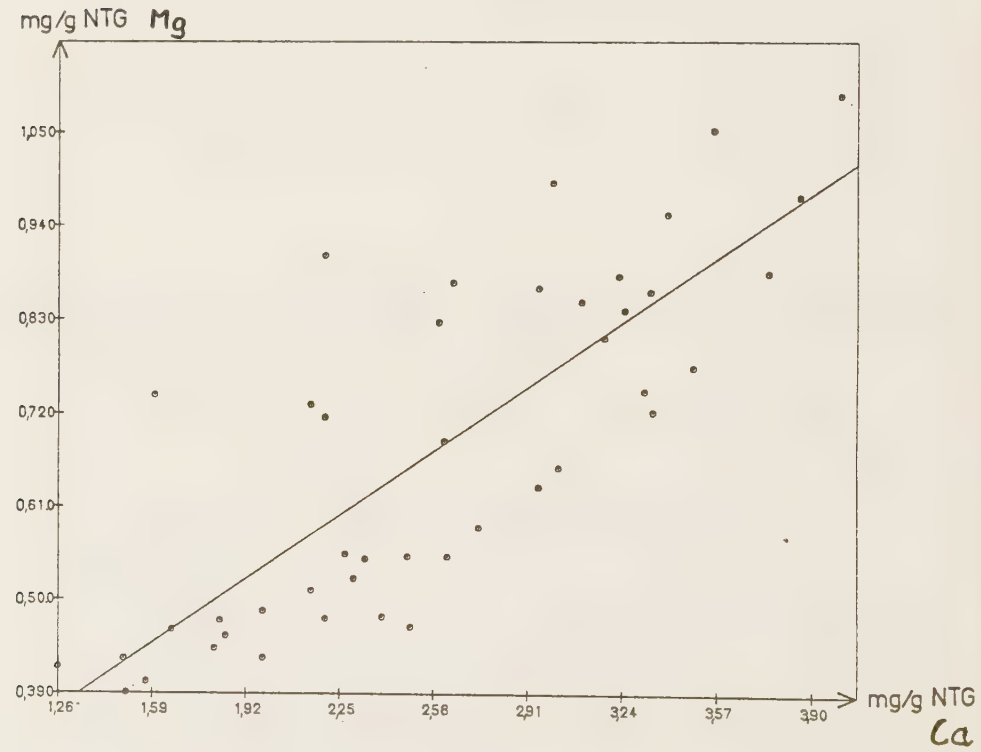


Abbildung 7: Korrelation zwischen Ca- und Mg-Gehalt der Versuchspfropflinge (Austrocknungsversuch 1979; Variante 1).

Beide Elemente scheinen sich in ihrer Wirkung gegenüber dem Kalium zu ergänzen. Dies läßt sich aus Abschnitt 5.3.4.3 ableiten. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen GRIMME et. al. (1974). Sie stellen fest, daß bei einer unzureichenden Kaliumversorgung Kationenarten in ihrer Aufnahme begünstigt werden. Im Kaliummangelbereich finden sie erhöhte Gehalte an Magnesium und Calcium.

5.3.4.6 Schwefel

Wegen der intensiven Arbeitsanforderung an die mit diesen Untersuchungen beschäftigten Hilfskräfte konnte eine Analyse des Schwefels bei den Versuchspflanzen nicht vorgenommen werden. Umfassende Schwefelanalysen wurden jedoch im Zusammenhang mit Untersuchungen zur Immissionsresistenz durchgeführt. Die Schwefelwerte von Pflanzen der gleichen Klone immissionsunbelasteter Flächen wurden in diesem Zusammenhang dargestellt. Trockenresistente Klone haben einen signifikant geringeren Schwefelgehalt (Ausnahmen! z. B. R 14). Die Interpretation dieser Analysenergebnisse findet in Abschnitt 8.4.1.4.1 statt.

5.4 Nährelementgehalte bei Pfropflingen und Stecklingen gleicher Klonzugehörigkeit

Bemerkenswert ist die Feststellung, daß sich zwischen Nährelementgehalten von Pfropflingen und Stecklingen keine großen Unterschiede ergeben. Offenbar scheint die Steuerung des Nährstoffwechsels durch das Pfropfreis zu erfolgen, das eine spezifische Wirkung hinsichtlich der Ionenaufnahme auf die Wurzel (= Unterlage) induziert.

5.5 Besprechung der Ergebnisse

5.5.1 Nährelementspiegelwerte

In der Literatur finden sich zahlreiche Werte über mangelnde bis sehr gute Nährelementversorgung für Stickstoff, Phosphor, Kalium, Calcium und Magnesium (GUSSONE 1964). Diese Werte gelten jedoch für Analysenwerte von in der Vegetationsruhe gewonnenem Pflanzenmaterial, sodaß sich daraus hinsichtlich der Beurteilung des Ernährungszustandes der im Sommer analysierten Versuchspflanzen keine Vergleichswerte ergeben. Die Zusammensetzung des Bodensubstrats entspricht jedoch der allgemein üblichen Bodenmischung der forstlichen Pflanzgärten und Baumschulen, aus denen wiederum die Werte von GUSSONE (1964) stammen. Einen Anhaltspunkt hinsichtlich des Ernährungszustandes geben jedoch die im Winter von Vergleichspfropflingen gewonnenen Analysenwerte. Demnach liegt der durchschnittliche N-Wert mit ca. 13 mg/g NTG im suboptimalen Bereich. K mit 6,07 mg, Ca mit 5,54 mg, Mg mit 1,33 und P mit 2,27 mg liegen dagegen im optimalen Bereich (nach WEHRMANN, abgedruckt bei GUSSONE 1964).

5.5.2 Bedeutung der einzelnen Nährelemente für die Pflanze und deren Einfluß auf Resistenzmechanismen

5.5.2.1 Stickstoff

Stickstoff ist ein Grundbaustein für Aminosäuren, Proteine und Nukleinsäuren. Er ist ein Aufbauelement der Enzyme und hat somit zentrale Bedeutung bei allen Stoffwechselvorgängen. Bei Vorhandensein der anderen Wachstumsfaktoren bestimmt der Stickstoff maßgeblich vor allem das Sproßwachstum und damit die Ertragsbildung (verschiedene Lehrbücher).
Die Verbindung der in Abschnitt 5.1 angesprochenen Versuchsergebnisse zahlreicher Autoren mit den eigenen Ergebnissen läßt den Schluß zu, daß es bei der Fichte für Stickstoff ein Gehaltsniveau gibt, bei dem optimale Trockenresistenz gegeben ist, wenn man eine gute Versorgung mit den anderen lebenswichtigen Wachstumsfaktoren voraussetzt. Bei unterversorgten Pflanzen scheint eine Stickstoffdüngung - bei ausreichender Versorgung

mit anderen Nährstoffen - die Trockenresistenz zu fördern.

Diese Verbesserung der Versorgungssituation stößt aber bald an eine Grenze, deren Überschreitung zu einem Abfall der Resistenz führt. Diese Reaktion tritt wahrscheinlich bei einer NH_4-Versorgung eher ein, als bei Aufnahme des Stickstoffs als NO_3. Die Untersuchungen von MENGEL (1968), MARSCHNER (1969), SINZ (1970), MERKEL (1973), KELLER (1976) und JÄGER und KLEIN (1976) zeigen die ungünstigen Wirkungen hoher Ammoniumgaben auf den pflanzlichen Stoffwechsel. Dabei wurden Absinken der Pufferkapazität und andere Nachteile angeführt. Wenn diese Ergebnisse zum Teil zwar bei Untersuchungen zur Immissionsresistenz erzielt worden sind, so dürften sie analog auch für die Trockenresistenz gelten, da die Resistenz gegen die Schadstoffaufnahme eine Folge geringer Transpirationsintensität ist, einer entscheidenden Größe für die Trockenresistenz.

Sind bei einseitiger Stickstoffdüngung andere Nährelemente nicht mehr ausreichend vorhanden, so tritt ein deutliches Absinken der Trockenresistenz infolge mangelnder Verholzung ein (SCHAIRER und MOOSMAYER 1958).
Die auffallend höheren Stickstoffgehalte der nicht resistenten Klone können ein Hinweis dafür sein, daß diese Klone zu einer überoptimalen Stickstoffernährung neigen. Diese könnte mit abnehmender Kaliumaufnahme zusammenhängen. Bei den trockenheitsempfindlichen Pflanzen sind nämlich höhere Stickstoffversorgung und geringerer Kaliumgehalt gegeben. Diese Ansicht wird von LEYTON (1956) gestützt, der beobachtet hat, daß das Wachstum bei hoher Kaliumzufuhr trotz steigender Stickstoffgaben nicht so leicht abfällt wie bei niedrigerer Kaliumzufuhr und daß die Wirkung einer guten Kaliumversorgung bei höheren Stickstoffgaben größer ist als bei geringeren (zitiert aus BAULE 1967).
Von Bedeutung sind in diesem Zusammenhang auch die Versuchsergebnisse von SHKOLNIK und BOZHENKO (1974), die bei Hafer und Weizen festgestellt haben, daß die Zufuhr der Mikronährelemente

Aluminium, Molybdän und Kobalt bei Trockenheit NH_4-Stickstoff in Amid-Stickstoff umwandeln und damit eine Verstärkung der Hydratation der Biokolloide einsetzt.

5.5.2.2 Phosphor

Phosphationen finden sich in der Pflanze in Nukleoproteinen, Phosphatiden, Phytin und anderen Phosphaten. Eine entscheidende Rolle spielt die Phosphorsäure für die Auf- und Abbauprozesse. Der Energiestoffwechsel wird im wesentlichen über die Phosphorsäure gesteuert. Phosphor wirkt sich vor allem auf die Ausbildung von Blüten, Samen und Früchten aus (verschiedene Lehrbücher).
Phosphormangel führt zu dünnen Stammdurchmessern und Stengeln (MENGEL 1979) und zu geringem Wurzelwachstum (FINK 1979). Geringes Wurzelwachstum hat eine schlechte Wasserversorgung der Pflanze zur Folge; es kann also eine geringe Phosphorversorgung auf das Überdauerungsvermögen nachteilig wirken. Bei den eigenen Untersuchungen kann wegen der allgemein guten Phosphorversorgung der Pflanzen innerhalb des Streubereiches der gefundenen Phosphorwerte eine solche Wirkung nicht bestätigt werden.
Einen weiteren Zusammenhang mit der Klimaresistenz beschreiben BRAD (1971) und KOSKELA (1970). Nach den Ergebnissen von BRAD ist bei Phosphormangel die Frostresistenz gemindert; nach KOSKELA hat eine Phosphordüngung einen positiven Effekt auf die Früh- und Winterfrostresistenz von Pinus sylvestris, Larix sibirica und Picea abies.

5.5.2.3 Kalium

Das Kalium hat im Stoffwechsel der Pflanzen vielfältige Funktionen. Es ist die Voraussetzung für jegliche pflanzliche Produktion.

Die besonderen Eigenschaften des Kaliumions sind der Transport durch biologische Membranen mit hoher Rate und die Aktivierung zahlreicher Enzyme. Verschiedene Autoren beziffern die Anzahl

der Enzyme, für deren Aktivierung Kalium sehr wichtig ist, auf 40 und mehr. Der Transport des Kaliums beeinflußt dabei mehr biophysikalische, Enzymaktivierung mehr biochemische Vorgänge (verschiedene Lehrbücher).

Ganz besondere Bedeutung hat aber das Kalium durch seine osmotische Wirkung und der damit verbundenen Quellung der Eiweißstoffe und des Plasmas - einem der Trockenheit entgegenwirkendem Vorgang. Bereits WALTER (1926) stellt fest, daß es quellende (z.B. K) und entquellende (z.B. Ca, Mg) Ionen gibt. Diese Eigenschaften dürften zu den nachgewiesenen höheren Wassergehalten bei den Resistenzklonen geführt haben. LEBENDINEV (1930), NEWTON und MARTIN (1930), CALVERT (1935), MIGAHID (1938, 1945), SCHOPMEYER (1939), SHIRK and APPLEMAN (1940), TADROS (1948), LEVITT (1951) und HENCKEL (1954) weisen auf die Bedeutung eines höheren Anteiles an "bound water" für die Trockenresistenz hin. Der Anteil dieses nach WEISMANN (1938) nicht scharf bestimmbaren "bound waters" nimmt mit Trockenheit zu und wird bei dürreresistenten Arten und Sorten allgemein als höher angegeben als bei dürreempfindlichen Arten und Sorten. Diese Zunahme an "bound water" kann als eine Folge der Zunahme des Kaliums bei Trockenheit gedeutet werden, wie sie WERK (1954) und SIMONIS und WERK (1958) beschreiben. Dieser höhere Wasseranteil wirkt der Austrocknung des Protoplasmas entgegen, in wieweit er für die gesamte Pflanze bei Trockenheit wirksam wird, kann diese Untersuchung nicht im Detail klären.

MARCET (1971) hat bei relativ trockenresistenten Weißtannen (Abies alba) ebenfalls einen höheren Wassergehalt festgestellt.

Durch diese osmotische Wirkung können gut mit Kalium versorgte Pflanzen - zumindest bei gleichem Wasserpotential der Pflanzen (siehe auch Abschnitt 6.4)-Wasser schneller aufnehmen und Bodenwasser besser nutzen als Pflanzen mit geringeren Kaliumgehalten (BLANCHET et. al. 1962).
Das Kalium beeinflußt das Wasserpotential in den Geweben der Pflanzen. Bei den kaliumreichen R-Klonen ist es signifikant niedriger sowohl bei guter als auch bei angespannter Wasserhaushaltslage. Das niedrigere Wasserpotential bedingt wiederum

eine geringere Wasserabgabe, eine geringere Transpiration. Diese Ergebnisse decken sich mit denen von BIEBL (1958), ZECH (1963), NAYLER (1971), DAYANANDAN (1975), CHRISTERSSON (1976), LARSEN(1978), LÖSCH (1978) und RASCHKE (1979), die bei einer allgemeinen guten Nährstoffversorgung, insbesondere mit Kalium eine Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit der Stomata und eine Transpirationssenkung feststellen.
Pflanzen mit relativ hohem Kaliumgehalt - jedoch immer gesehen in Verbindung mit den entquellenden, d. h. dem Kalium entgegen wirkenden Elementen Calcium und Magnesium - nutzen demnach das vorhandene Wasser viel besser und gehen mit ihm ökonomischer um.

Diese Wirkungen des Kaliums sind jedoch unspezifisch. Sie können auch durch andere Ionen (z.B. Rb, Na) übernommen werden, die jedoch bei höherer Konzentration pflanzenschädigend wirken können, wie im vorhergehenden Abschnitt am Beispiel des NH_4-Ions gezeigt wurde.
Neben den überwiegend als Folge der osmotischen Wirkung des Kaliums erzielten Verbesserungen im Wasserhaushalt führt eine gute Kaliumversorgung zu einer verstärkten Ausbildung der Zellwände (MENGEL 1979), was eine positive Wirkung auf die Trockenresistenz ausübt.
Dagegen ist ein überoptimaler Kaliumgehalt bei den Versuchspflanzen mit geringerem Sproß- und Wurzelwerksanteil korreliert. Eine Erklärung hierfür könnte das wesentlich empfindlichere Schließverhalten der Stomata kaliumreicher Pflanzen geben, die auch bei guter Wasserversorgung schon bei Strahlungswetter mit Stomataschluß reagieren (siehe Abschnitt 7.4). Dadurch ist nicht nur deren Transpiration geringer, sondern auch deren Photosyntheseleistung, da bekanntlich Transpiration und Assimilation eng miteinander korrelieren. Dies steht im Gegensatz zu den Versuchsergebnissen von STEINECK (1962, 1963a, 1963b, 1963c) der bei Zebrina pendula (Kopfsalat) mittels zusätzlicher Kaliumgaben eine Förderung des Wurzelwachstums nachgewiesen hat: Kaliumgaben führten zu einer Verlängerung der Wurzeln und einer Erhöhung des Wurzelgewichtes. Weiterhin kam STEINECK zu dem Schluß, daß Kalium in Verbindung mit Stickstoffgaben auch die

Funktionsfähigkeit und die Lebensdauer der Wurzel verlängere, dagegen ist der Nährstoff Stickstoff - bei Vorhandensein anderer wichtiger Nährelemente - mehr für das Sproßwachstum die entscheidende Größe.
Kalium wirkt aber nicht nur trockenresistenz- (und damit immissionsresistenz-), sondern auch frostresistenzfördernd, wie zahlreiche Autoren feststellen (KOSKELA 1970; EIFERT und EIFERT 1976; LARSEN 1976; BENZIAN 1966; BURGTORF 1968, u. a.).

Ein hoher Kaliumgehalt ist bei den Versuchspflanzen meist mit einem geringen Anteil an Calcium und Magnesium verbunden. Nach MENGEL (1979) bedingt eine höhere Kaliumaufnahmerate eine unspezifische Behinderung anderer, vor allem entquellend wirkender Kationen (Mg, Ca), so daß durch einen relativen Überschuß an Kaliumionen im Nährmedium diese in ihrer Nettoaufnahme erniedrigt werden. Bei unzureichender Kaliumversorgung tritt der umgekehrte Effekt ein (Kalk-Kali-Gesetz nach EHRENBERG 1919, bzw. K-Ca-Antagonismus).
Nach all dem scheint Kaliummangel zu einem ungeregelteren Wasserhaushalt zu führen. Die Transpiration ist größer, die Zellen können das Wasser schlechter festhalten. Größere Transpiration ist ein Merkmal trockenheits- und immissionsempfindlicher Pflanzen (siehe Abschnitt 6.3.3.2).

5.5.2.4 Calcium

Die spezifische Funktion des Calciums im Stoffwechsel der Pflanze ist noch nicht genügend erforscht. Sicher ist, daß Calcium zur Steuerung zellphysiologischer Prozesse beiträgt. Als Antagonist zum Kalium reguliert es den Quellungszustand der Zellkolloide: es wirkt entquellend. Entquellungen sind aber auch eine Folge der Trockenheit. An hydrophilen Teilen der Plasmastruktur führen sie zu inneren mechanischen Spannungen, die mit der Zeit oder bei Verschärfung der Entwässerung zu Lockerungen, Brüchen bzw. Zerreißungen (Viscositätsabfall) des Plasmas führen (ILJIN 1927; STOCKER 1956). Durch diese Wirkung des Calciums wird die Wasseraufnahme gebremst, die Transpiration gesteigert. Daneben ist Calcium ein wichtiger Baustein biologischer Membranen. Als Calcium-Pektinat

ist es in der Mittellamelle eingebaut.
Da ein hoher Calciumgehalt in der Regel mit einem geringeren Kaliumgehalt verbunden ist, sind die Wirkungen offenkundig. Der Calciumgehalt ist negativ mit dem Effekt der Trockenresistenz korreliert (CHRISTERSSON 1976). Nach den Ergebnissen von CHRISTERSSON lassen sich hohe Calciumgehalte bei der Fichte nicht durch Kaliumgaben auffangen.
CHRISTERSSON spricht auch die Vermutung aus, daß die höhere Trockenresistenz der Kiefer ihren von Natur aus geringeren Calciumanteil im Vergleich zur Fichte zuzuschreiben ist.

5.5.2.5 Magnesium

Magnesium ist ein zentraler Baustein für die Chlorophyllbildung. Diese wiederum ist Voraussetzung für eine gute Assimilation und damit für das Wachstum. Auch ist es Baustein für die Bildung der Ribosomen (verschiedene Lehrbücher).
Wie das Calcium wirkt auch Magnesium entquellend. Ein Einfluß auf die Trockenresistenz der Pflanzen ist deshalb ebenfalls sehr wahrscheinlich.

5.5.2.6 Schwefel

Der Schwefel ist in der Pflanze beim Aufbau von Aminosäuren und Proteinen beteiligt.
Da die Pflanze ihren Bedarf an Schwefel auch über die Stomata sichern kann, ist bei der allgemein SO_2-haltigen Luft des stark industrialisierten mitteleuropäischen Raumes Schwefelmangel selten. Zahlreiche Untersuchungen beweisen aber das Gegenteil: In vielen industrienahen Gegenden werden immissionsempfindliche Baumarten von den Immissionen sogar durch Absterben ausselektiert.
Bei geringem oder normalem Schwefelgehalt zeigt sich kein Einfluß auf Resistenzeigenschaften gegenüber Klimaextremen.
Ein hoher immissionsbedingter Schwefelgehalt führt hingegen zu Lähmungen des Spaltöffnungsmechanismus (KOCH 1957; PELZ und MATERNA 1964) mit der Folge einer verstärkten Transpiration, aber auch zu einer Trockenresistenzminderung durch die entquellende

Wirkung des Sulfationes (WALTER und KREEB 1970). In Trockenperioden oder Trockenjahren kann es durch diesen nicht mehr kontrollierbaren Wasserverbrauch zu erheblichen Ausfällen in der Pflanzenpopulation kommen.
PELZ und MATERNA (1964) haben beobachtet, daß extreme Trockenheit verschärfend auf die Absterbeerscheinungen durch Immissionen wirkt.
Daß Immissions- und Trockenheitsschäden oft schwer zu trennen sind, beschreiben schon AUST (1914), später auch KISSER und LEHNERT (1955), HUBER (1956), GÜNTHER (1970), BARRETT und BENEDICT (1970) und HALBWACHS (1971). Beide Schäden beruhen auf einem Vertrocknen.

5.5.3 Ursachen unterschiedlicher Nährelementgehalte

5.5.3.1 Zusammenhänge zwischen Nährelementgehalten und Transpiration

Die Korrelationsberechnungen aller erhobenen Merkmalswerte untereinander erbringen zwischen den Nährelementgehalten und den Transpirationsgrößen interessante Zusammenhänge und Tendenzen. Die weniger trockenresistenten Klone haben eine deutlich höhere Transpiration, eine Folge geringerer Kaliumgehalte. Dies ist seit langem bekannt (STOCKER 1956, u. a.). Sie haben aber einen signifikant höheren Stickstoff- (0,60 % Irrtumswahrscheinlichkeit), Calcium- (0 %) und Schwefelgehalt (0,67 %). Diese Merkmalsverbindungen lassen die erst einmal vage Vermutung zu, der im Sommer nachgewiesene höhere Stickstoff, Calcium- und Schwefelgehalt könne eine Folge der höheren Transpiration sein. Diese Vermutung wird durch die Untersuchungen von LINSER und HERWIG (1968) bestärkt. Sie stellen bei Lein fest, daß eine gesteigerte Transpiration für die leicht mobilen und vermutlich nicht an spezifische Trägermechanismen gebundenen Elemente Calcium, Magnesium und - mit Einschränkungen - auch Stickstoff einen verstärkten Transport in den Sproß zur Folge hat. Kalium und Phosphor werden dagegen durch den erhöhten Wasserumsatz nicht verstärkt in die oberirdischen Organe ver-

frachtet, da sie - nach LINSER und HERWIG (1968) - "nach der heutigen Auffassung, nur nach Bereitstellung element-spezifischer Träger translokiert werden können". HUBER (1923), SCHMIDT (1936/37), FREEMAN (1936 und 1937) und zahlreiche andere Autoren haben schon lange vorher Beziehungen zwischen Transpirationsgröße und Ferntransport der Nährstoffe aus der Wurzel in den Sproß beobachtet. Die geringeren Unterschiede im Nährelementgehalt der im Winter gewonnenen Vergleichsproben, also bei ruhender bzw. eingeschränkter Transpiration, spräche für diese Hypothese.

5.5.3.2 Mögliche Ursachen des unterschiedlichen Kaliumgehalts

Die Untersuchungsergebnisse von BRAUNSCHWEIG (1972) über die "Bedeutung des Wassergehaltes des Bodens für die Pflanzenverfügbarkeit des Kaliums" geben eine mögliche Erklärung für die klonspezifischen Kaliumgehalte. Zusammen auch mit GRIMME und NEMETH (1971) findet BRAUNSCHWEIG heraus, daß - vermutlich aufgrund der leichten Wasserlöslichkeit - ein offensichtlicher Zusammenhang zwischen Wassergehalt des Bodens und Kaliumaufnahme der Pflanzen besteht. Mit steigender Bodendurchfeuchtung steigt in seinen Versuchen die Kaliumaufnahme. Dagegen ist es bekannt, daß große Bodenfeuchte die K-Aufnahme behindert, da dadurch die Wurzelatmung als eine Voraussetzung für die spezifische K-Aufnahme beeinträchtigt ist.
Wird die Transpirationsrate als eine genetisch fixierte - nur in gewissen Grenzen modifizierbare - Größe betrachtet, so kann durch den höheren Bodenwasserentzug der stärker transpirierenden nicht trockenresistenten Klone geschlossen werden, die dadurch entstehende größere Bodenaustrocknung im Wurzelraum führe zu den geringeren Kaliumgehalten dieser Klone.
Die vergleichsweise geringeren Kaliumgehaltsunterschiede von im Winter gewonnenen Nadelproben könnten - bei Anwendung dieser Hypothese - mit der eingestellten bzw. eingeschränkten Transpiration während der Vegetationsruhe und der damit bei den Klongruppen gleichgebliebenen Bodenfeuchtigkeit erklärt werden.

Das Abnehmen der K-Gehalte kann durch Translokation zustande gekommen sein. Gegenüber älteren Nadeln ist diese jedoch bei 1jährigen Nadeln relativ gering. Aufgrund der hohen Wasserlöslichkeit des Kaliums ist eher ein Auswaschungsvorgang aus der Nadel anzunehmen.
Änderungen im Kaliumspiegel beschreibt auch BAULE (1967): Zu Beginn der Vegetationsperiode ist bei Blättern und Nadeln der Kaliumgehalt sehr hoch, mit zunehmendem Wachstum nimmt er langsam ab, gegen Ende der Vegetationszeit erreicht er einen nahezu konstanten Wert und im Winter sinkt er entsprechend den Witterungsverhältnissen weiter ab. Van GOOR (1962) und THEMLITZ (1965) beobachten dieses Absinken des Kaliumspiegels vom Herbst zum Winter bei Kiefern ebenfalls.

Nach WALTER und KREEB (1970) kann auch ein "unterschiedliches Wahlvermögen des Plasmas der einzelnen Arten (hier Klone) gegenüber Nährelementen" eine Rolle spielen. Vielleicht ist die Trockenresistenz die Folge einer bevorzugten Einlagerung des Kaliums im Plasma.

5.6 Zusammenfassung

Unterschiedlich auf Trockenheit reagierende, gut mit Nährelementen versorgte Fichten wurden auf ihren Gehalt an den Makronährelementen N, K, Ca, Mg, P und S untersucht. Die von im Sommer gewonnenen einjährigen Nadeln durchgeführten Analysen ergeben bei auto- wie auch heterovegetativ vermehrten, relativ trockenresistenten Fichtenklonen einen gleichermaßen signifikant höheren Kaliumgehalt. Dagegen haben nicht resistente Fichten einen - ebenfalls statistisch abgesicherten - höheren Stickstoff-, Calcium- und Schwefelgehalt. Im Winter sind diese Unterschiede nicht so ausgeprägt.
Noch deutlicher als die einzelnen Nährelemente sind die Unterschiede im K/Ca+Mg-Verhältnis. Die Irrtumswahrscheinlichkeit im K/Ca-Verhältnis liegt sogar bei 0 %.
Die ermittelten Korrelationen weisen insbesondere beim Kalium auf eine Beeinflussung verschiedener Wasserzustands- und Wasser-

haushaltsgrößen hin. Vermutlich wegen seiner osmotischen Wirkung haben die kaliumreichen, das sind die relativ trockenresistenten Klone einen höheren Wassergehalt, einen niedrigeren Wasserverbrauch, ein geringeres Wasserpotential und eine niedrigere Transpirationsrate. Dabei ist der Kaliumgehalt mit Wasserverbrauch und Wasserpotential sichtbar korreliert (siehe Abschnitt 6).

Auch werden bei gleichen Begasungsbedingungen ausgesetzten Pflanzen gleicher Klonzugehörigkeit bei denen mit optisch erkennbaren geringeren Schadsymptomen vergleichsweise höhere Kaliumgehalte nachgewiesen.
Bei verschiedenen Klonen sind diese Merkmale statistisch gesichert korreliert.
In Verbindung mit den bisher bekannt gewordenen Untersuchungsergebnissen wird hinsichtlich der Wirkung des Stickstoffs die Vermutung geäußert, daß sich das Trockenresistenzverhalten vom N-Mangelbereich bis zu einem "optimalen" Gehaltsniveau erhöht, um beim Überschreiten dieses Niveaus wieder abzusinken.
Auch werden mögliche Ursachen der unterschiedlichen Nährelementgehalte durch den Vergleich mit physiologischen Zustandsgrößen angesprochen.

6 Wasserhaushalt

6.1 Literaturhinweise

Die Ergebnisse des Abschnittes Nährelementhaushalt zeigen den großen Einfluß der Nährelementkonzentrationen auf den Wasserhaushalt der Pflanze. Die Literatur zu diesem Thema ist überschaubar. Dagegen läßt sich die Fülle von Publikationen zum Einfluß der Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen auf die Trockenresistenz der Pflanzen nicht mehr in ihrer ganzen Breite übersehen.

Im folgenden wird jedoch der Versuch gemacht, den Wasserhaushalt charakterisierende morphologisch-anatomische, physiologische und andere pflanzliche Zustandsgrößen bzw. auf Trockenstress entstehende Reaktionen der bekannten Literatur darzustellen.
Pflanzen trockener Standorte (Xerophyten) besitzen morphologisch-anatomische Merkmale, sogenannte Xeromorphien, die auf eine Erhöhung der Wasseraufnahme aus den Boden, auf Speicherung von Wasser in den Geweben und auf einen ökonomischen und geringen Wasserverbrauch hinweisen. SHIELDS (1950) gibt über bekannte Xeromorphien einen Literaturüberblick. Trockenkulturen führen zu ähnlichen, den Wasserhaushalt beeinflussenden Strukturveränderungen. Diese werden Xeromorphosen genannt (STOCKER 1956). Xeromorphosen werden auch bei Sonnenblättern beobachtet (WALTER und KREEB 1970).
Für eine verbesserte Wasseraufnahme gelten als xeromorphe Merkmale insbesondere ein starkes und ausgedehntes Wurzelwerk (SIMONIS 1952), für die Wasserspeicherung ein succulenter Bau und für eine geringe Wasserabgabe eine geringe Oberflächenentwicklung der Pflanzen (z. B. durch kleine Blätter), dicke und stark kutinisierte Epidermisaußenwände, kleine, oft eingesenkte Spaltöffnungen in großer Zahl je Flächeneinheit u. a.
Durch diese morphologisch-anatomischen Merkmale werden die physiologischen Merkmale entscheidend beeinflußt. Insbesondere die Transpiration wird so niedrig gehalten und die Produktivität

der Transpiration erhöht (vergleiche KOCH 1957).

Die Transpiration ist die entscheidende Größe für die Wasserabgabe. Sie wird durch osmotisch wirkende Substanzen wie hohe Kaliumkonzentration, Zucker und andere Zellinhaltstoffe herabgesetzt (HEBER und SANTARIUS 1964; SANTARIUS 1966).
Solche, die Hydratation und die Hydratur der Pflanzen beeinflussende Substanzen werden bei Wassermangel zusätzlich angereichert (WERK 1954; SIMONIS und WERK 1958; WEISE und BÖRTITZ 1964; SANTARIUS 1967b). Sie binden das Wasser fester an die Chloroplasten und Mitochondrienstrukturen, sie schützen das Protoplasma vor Austrocknung und Zerstörung (SANTARIUS 1966).
Das Austrocknungsvermögen, das ist die artspezifische Fähigkeit des Protoplasmas strenge Entwässerung zu ertragen, wird dadurch bestimmt.
In der nachfolgenden Tabelle 13 wird versucht, die in dieser Arbeit für die Analyse der Trockenresistenz untersuchten Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen durch einschlägige Literaturergebnisse zu untermauern.

Tabelle 13: Literaturübersicht: Zusammenhänge zwischen Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen und Trocken-(Immissions-) resistenz

Wasserzustands- bzw. Wasserhaushaltsgrößen	Trocken (T)- bzw. Immissions- resistenz (I)	Autor (en) (Jahr d. Veröffentl.)
1 Hydraturverhältnisse		
a) Wasserpotential (wegen des Vergleichs mit den eigenen Messungen nur Arbeiten, in denen die "pressure-bomb -technique" angewendet wurde)	I	HALBWACHS (1970)
	I	BRAUN (1977)
	T	WARING u. CLEARY (1967)
	T	LOPUSHINSKY (1969)
	T	KAUL (1969)
	T	WARING (1970)
	T	WAGGONER u. TURNER (1971)
	T	HAVRANEK u. TRANQUILLINI (1972)
	T	v. LÜPKE (1979,1972,1973)
	T	KAUL u. CROWLE (1973)
	T	RICHTER (1974)
	T	CHRISTERSSON (1976)
	T	GROSS (1976,1980)
	T	HELLKVIST et. al. (1976)

Wasserzustands- bzw. Wasserhaushaltsgrößen	Trocken (T) - bzw. Immissions-resistenz (I)	Autor(en) (Jahr d. Veröffentl.)
	T	KAUFMANN (1976)
	T	PEREIRA u. KOZLOWSKI (1976,1977)
	T	RITCHIE u. HINKLEY (1976)
	T	RUETZ (1976)
	T	WOLF et. al. (1977)
	T	AUSSENAC (1978)
	T	GROSS u. PHAM (1978)
	T	PARVIAINEN (1979)
b) osmotischer Wert (Abhandlung in einer später folgenden Veröffentlichung)	T	KRAL (1966)
	T	KLEPPER (1968)
	T	KLEMMER (1969)
	T	BENECKE (1972)
	T	HAVRANEK u. TRANQUILLINI (1972)
	T	GROSS et. al. (1980)
2 Wasseraufnahme (über die Wurzel)		
Wurzelwerk	T	CIESLAR (1907)
	T	STOCKER (1936)
	T	KAUSCH u. EHRIG (1959)
	T	WALTER (1960)
	T	GÜRTH (1970)
	T	LEIBUNDGUT (1971)
	T	MARCET (1971)
	T	SCHMIDT-VOGT (1975)
	T	BECKER (1977)
	T	KOON u. DELL (1977)
3 Wasserabgabe		
a) stomatäre Transpiration	I	HEILING (1933)
	I	BÖRTITZ (1964)
	I	PELZ u. MATERNA (1964)
	T	v. GUTTENBERG u. BUHR (1935)
	T	PISEK u. TRANQUILLINI (1951)
	T	STOCKER (1954)
	T	STÅLFELT (1956)
	T	KOCH (1957)
	T	SLATYER (1957)
	T	KELLER u. MUELLER (1958)
	T	KAUSCH u. EHRIG (1959)
	T	POLSTER,WEISE,NEUWIRTH(1960)
	T	BÖRTITZ u. VOGL (1967)
	T	HELLMUTH (1969)
	T	LANGE, KOCH, SCHULZE (1969)
	T	KÜNSTLE u. MITSCHERLICH(1970)
	T	STOCKER (1970)
	T	MARCET (1971)

Wasserzustands- bzw. Wasserhaushaltsgrößen	Trocken (T)- bzw. Immissions-resistenz (I)	Autor(en) (Jahr d. Veröffentl.)
	T	HAVRANEK u. TRANQUILLINI (1972)
	T	v. LÜPKE (1975)
	T	CHRISTERSSON (1976)
	T	BECKER (1977)
b) kutikuläre Transpiration		
	T	STÅLFELT (1929)
	T	PISEK und BERGER (1938)
	T	PISEK und LARCHER (1954)
	T	LARCHER (1957)
	T	TRANQUILLINI (1965)
	T	MICHAEL (1966)
	T	NAPP - ZINN (1966)
	T	KRAMER (1969)
	T	MARTIN u. JUNIPER (1970)
	T	van BUIJTENEN (1976)
	T	KNAUF u. BILAN (1974,1977)
	T	ROSSA u. LARSEN (1980)
4 Wassergehalt		
	T	LEBEDINCEV (1930)
	T	NEWTON u. MARTIN (1930)
	T	CALVERT (1935)
	T	MIGAHID (1938,1945)
	T	SCHOPMEYER (1939)
	T	SHIRK u. APPLEMAN (1940)
	T	TADROS (1948)
	T	LEVITT (1951)
	T	HENCKEL (1954)
	T	SANTARIUS (1966)
	T	MARCET (1971)
	T	KISI (1977)

Neben diesen Arbeiten wird auf die grundlegenden Arbeiten von STOCKER (1956), SLATYER (1967) und WALTER und KREEB (1970) verwiesen.

6.2 Methode

6.2.1 Ermittlung der Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen (Einführung)

Um eine möglichst umfassende Aussage über die Wechselwirkung zwischen Wasserhaushalt und Trockenresistenz zu erhalten, ist es notwendig, möglichst alle den Wasserhaushalt beeinflussenden Zustandsgrößen zu erfassen. Nur aus einer solchen Gesamtschau ist eine zuverlässige Antwort möglich. Bestimmt wird der Wasserhaushalt im wesentlichen von zellinternen Zustandsgrößen (Hydraturverhältnisse).
Der Wasserhaushalt der Gesamtpflanze läßt sich in die Wasseraufnahme, die Wasserleitung und die Wasserabgabe gliedern.
Die Wasseraufnahme ist abhängig vom Wasserpotential des Bodens und der Ausdehnung, Verzweigungs- und Wachstumsintensität des Wurzelwerks. Wurzelwerk und Verfügbarkeit des Wassers sind demnach bei vergleichbarem Bodenwasserhaushalt eng miteinander korreliert. Die Wasserabgabe durch Verdunstung ist eine Funktion von Temperatur und Dampfdruckdifferenz zwischen Pflanzenoberfläche und umgebender Luft. Die Gesamttranspiration läßt sich in einen kutikulären (Verdunstung durch die äußere Epidermiswand) und einen stomatären Teil zerlegen.
Die Transpiration führt zu einem Saugspannungsgradienten, der mit den vorhandenen osmotischen Kräften zur Aufnahme und Weiterleitung des Bodenwassers in der Pflanze führt. Der Spannungszustand, der aus diesen beiden Komponenten besteht, wird als Gesamtwasserpotential der Pflanze bezeichnet.

Zur Förderung der allgemeinen Verständlichkeit dieser Arbeit wurden bei den methodischen Darstellungen der folgenden Abschnitte jeweils einige Erläuterungen vorangestellt.

6.2.1.1 Hydraturverhältnisse

Mit der Hydratur wird der Wasserzustand, die relative Aktivität des Wassers im Zellplasma bezeichnet. Dieser Wasserzustand kann indirekt über den potentiellen osmotischen Druck der Vakuolenflüssigkeit bestimmt werden.

Die zuverlässigste Aussage über die Hydratur ergibt der osmotische Wert des lebenden Protoplasten. Er wird von den meßbaren Größen am wenigsten von äußeren Faktoren beeinflußt. BREHMER (1981) hat eine praktikable Methode entwickelt, diesen osmotischen Wert von Pflanzen zu ermitteln, ohne durch die Probenahme eine Beeinträchtigung des Wasserhaushalts der Pflanze herbeizuführen. Durch die Entnahme einer einzigen Nadel kann über die sogenannte Kapillarmikrokryoskopie der Wasserzustand der Pflanze bestimmt werden. Eine eingehende Beschreibung dieser Methode findet sich bei BERNHART (1980).

Im Rahmen der Untersuchungen wurden umfassende Probenahmen für diese Methode gewonnen. Sie mußten jedoch wegen personalbedingten Verarbeitungsengpässen und apparativen Schwierigkeiten für eine spätere Veröffentlichung zurückgestellt werden. Auch auf den Vergleich zwischen Saugspannungswerten und osmotischen Werten mußte deshalb in dieser Arbeit verzichtet werden.

Wasserpotential (= Saugspannung)

Die Ermittlung des Wasserpotentials des Xylemsaftes gestaltet sich mit der "pressure-bomb-technique" sehr einfach (SCHOLANDER et. al. 1965).
Für ökologische Arbeiten im Freien haben WARING und CLEARY (1967) und WARING (1970) diese "pressure-bomb-technique" in ihrer Bedeutung herausgestellt.
Das Meßprinzip ist einfach. Durch Abschneiden der Nadel zieht sich der Wasserfaden des Xylems von der Schnittoberfläche zurück, weil die Zugspannung der Pflanze unterbrochen wird. Die in eine Kammer eingespannte Nadel wird nunmehr unter Druck gesetzt, bis der Xylemsaft an der Schnittfläche der Nadel wieder erscheint. Der hierzu aufgewendete Druck entspricht dann dem Wasserpotential nach der Gleichung: Gesamtwasserpotential = Spannungspotential + osmotisches Potential des Xylemsaftes.
Da das osmotische Potential des Xylemsaftes normalerweise kleiner als ein bar ist, kann diese Größe vernachlässigt werden. Der aufgewendete Druck entspricht in diesem Fall ungefähr dem negativen hydrostatischen Druck in der Pflanze. Auf das negative Vorzeichen des gemessenen Druckes wird im folgenden verzichtet. Mit etwas Geschick kann so, bei Zuhilfenahme einer weiteren Person, innerhalb von einer bis zwei Minuten eine Messung durchgeführt werden. Dauert die Zeitspanne von der Gewinnung der Nadel bis zur Messung des Wasserpotentials länger als drei Minuten, so treten je nach Witterung durch die weitergehende Transpiration bereits Saugspannungszunahmen von 0,5 bar und mehr auf.

Mit dieser Methode wurden ganze Tagesgänge gemessen und Wasserpotentialwerte früh vor Sonnenaufgang bei normaler Wasserversorgung und zunehmendem Trockenstress vorgenommen (siehe Anlage 9).

6.2.1.2 Wasseraufnahme

Die Wasseraufnahme der Pflanze hängt vom Wassergehalt des Bodens ab, der zwar meßbar ist, aber nur einen indirekten Hinweis über verfügbares Wasser geben kann. Räumlich werden Mittelwerte er-

faßt und nicht die feuchtesten Bereiche des Wurzelsystems. Diese sind jedoch für die Wasserversorgung der Pflanze von Bedeutung. Je ausgedehnter, verzweigter und dichter ein Wurzelwerk ist, umso besser wird das Bodenwasser für die Pflanze verfügbar, vor allem dann, wenn die kapillare Nachleitung gering wird. Dies ist der Fall, wenn der Wassergehalt unter die Feldkapazität sinkt.
Die Erfassung der Ausdehnung, Verzweigungs- und Wachstumsintensität des Wurzelwerks läßt eine Aussage über unterschiedliche Wasseraufnahmekapazität zu. Da eine solche Wurzelbonitur bei den verwendeten Pfropflingspflanzen wegen der genetisch nicht fixierbaren Wurzelherkünfte (= Unterlagen) wenig aussagekräftig wäre, wurde lediglich das Sproß- bzw. Nadel/Wurzel-Verhältnis der Klonpflanzen bestimmt (Trockengewichtsbestimmung über 24 Stunden bei 105 °C).
Die Bindung und Verfügbarkeit des Bodenwassers kommt durch das Wasserpotential des Bodens zum Ausdruck. Wegen des zum Abend einsetzenden Spaltenschlusses und der damit verbundenen Transpirationseinstellung (Stomataschluß) findet während der Nacht ein allmählicher Ausgleich zwischen dem Wasserpotential des Bodens und der Pflanze statt. Vor Sonnenaufgang sind beide annähernd gleich. Messungen des Xylem-Wasserpotentials der Pflanze geben zu diesem Zeitpunkt demnach das Wasserpotential des Bodens im Einflußbereich des Wurzelwerks wieder.

6.2.1.3 Wasserabgabe

Veröffentlichungen über Meßmethoden der kutikulären und stomatären Transpiration sowie des absoluten Wasserverbrauches gibt es viele (KAMP 1930; STÅLFELT 1932, 1935; HEILING 1933; GÄUMANN und JAAG 1936; PISEK und BERGER 1938; STOCKER 1956; POLSTER, WEISE und NEUWIRTH 1961; STEUBING 1965; BRAUN und SCHMIDT 1972). Im folgenden werden die angewendeten Meßverfahren beschrieben.

6.2.1.3.1 Kutikuläre Transpiration

Eine genaue Messung der kutikulären Transpiration ist nur bei Pflanzenmaterial ohne Spaltöffnungen möglich. Der Wasserverlust von Koniferennadeln ist wegen der Spaltöffnungen mit vielen Unwägbarkeiten verbunden, da nicht ausgeschlossen werden kann, daß in der Vegetationsruhe und nach allgemeinem Stomataschluß einzelne Spaltöffnungen doch noch offen sind. Bei den Untersuchungen wird unterstellt - wie auch bei anderen Veröffentlichungen (PISEK und BERGER 1938; MICHAEL 1966) -, die ermittelte Wasserabgabe sei die kutikuläre Transpiration. Sie ist in der Vegetationsruhe ein Maß für die winterliche Trockenresistenz (PISEK und BERGER 1938; MICHAEL 1966).

Die Versuchsmethode war folgende:
Während eines Jahres wurden alle zwei bis drei Monate von weit über hundert als Pfropflingen und Stecklingen vermehrten Klonen Zweigproben gewonnen und einem Welketest unterzogen. Die 5 cm langen, einjährigen Triebe stammten von Pflanzen, die nicht immissionsbelastet und gut wasserversorgt waren (Ausnahmen - Vorversuche). Sie wurden nach der Gewinnung an der Schnittstelle mit Lac Balsam, in Vorversuchen auch ohne Verschlußmittel bzw. mit Paraffin verschlossen und in kleinen Bechergefäßen im Klimaschrank bei ungefähr 20 °C, einer relativen Luftfeuchte von 25 - 55 % und bei achtstündiger Neonbeleuchtung pro Tag gelagert. Die Wasserabgabe wurde mit einer Analysenwaage im 1 bis 3 Tagerythmus ermittelt.
In Anlehnung an OPPENHEIMER (1932), PISEK und BERGER (1938), ARVIDSON (1951), LARCHER (1957) und MICHAEL (1966) erfolgte die Festlegung einer Schädigung durch Austrocknung, wenn ca. 5 (bis 10) % der Nadeln abgefallen waren ("subletale Schädigung"). Neben dem Wasserverlust wurde auch der Wassergehalt der Zweige, der Trockengewichtsanteil von Sproß- und Nadelmasse und die Nadelanzahl ermittelt.

6.2.1.3.2 Stomatäre (sommerliche) Transpiration

Die sommerliche Transpiration wurde durch einfaches Wiegen von eingetopften i. d. R. fünfjährigen Stecklingen ermittelt

(STOCKER 1956; STEUBING 1965). Die Evaporation von der Bodenoberfläche wurde durch eine 4 Zentimeter dicke Rieselschicht weitgehend verhindert wie Vergleichsmessungen mit Töpfen ohne Pflanzen zeigten. Die Pflanzen wurden zu Versuchsbeginn mit gut durchfeuchteter Pflanzgartenerde eingetopft, mit Riesel abgedeckt. Danach wurde wöchentlich der gemessene Wasserverbrauch ersetzt. Nach mehreren Wochen wurden die Pflanzen trockengestreßt und nur noch mit geringeren Wassermengen versorgt. Später wurde die Wasserzufuhr ganz eingestellt. Es sollten Aussagen über den Wasserverbrauch bei optimaler, geringer und eingestellter Wasserversorgung und über den Einfluß verschiedener Pflanzengrößen bei den unterschiedlichen Versorgungsvarianten und Versuchen (3 Versuche - siehe Anlage 7) gewonnen werden.
Nach Abschluß der drei Versuche wurden die Trockengewichte der Nadelmassen, aber auch der Sproß- und Wurzelmassen der Versuchspflanzen, zur Ermittlung der Transpirationsrate (in Gramm Wasser bezogen auf Gramm Nadel-Trockengewicht) ermittelt.

Die errechnete Transpirationsrate enthält auch den kutikulären Anteil, der jedoch im Vergleich zur stomatären Transpiration verschwindend gering ist.

Einzelheiten über Pflanzenbehandlung, Wasserversorgung, Versuchsdauer und Versuchsanordnung finden sich im Vorspann vor Anlage 7.

6.2.1.3.3 Regelung der Spaltöffnungen

Das Transpirationsverhalten einer Pflanze läßt über Öffnungsdauer und Öffnungsgrad der Stomata nur indirekt Aussagen zu. Da die Kenntnisse dieser Kriterien aber hinsichtlich der Reaktion der Pflanze auf Trockenstress und damit auch auf das Eindringen von Schadstoffen von hoher Bedeutung sind, wurde der Öffnungszustand zahlreicher Klone bei guter und unterschiedlich angespannter Wasserversorgung zu den verschiedensten Tageszeiten ermittelt.

Methoden zur Bestimmung der Spaltöffnungsweite von Koniferen sind beschrieben bei STÅLFELT (1956) und OPPENHEIMER und ENGELBERG (1965) (jeweils Literaturzusammenstellung). Bei den meisten Arbeitsvorschlägen handelt es sich um Weiterentwicklungen der bereits 1912 von MOLISCH entwickelten Infiltrationsmethode (STÅLFELT 1926; WILLIAMS 1949; RUTTER and SANDS 1958; OPPENHEIMER und ENGELBERG 1965).
MICHAEL (1969) hat unter Auswertung der früheren Erkenntnisse eine für Koniferen brauchbare, recht einfache Methode entwickelt, die den Untersuchungen dieser Arbeit zugrunde gelegt wurde.
Für die Spaltöffnungsbestimmung wurden etwa 5 - 10 Nadeln pro Pflanze und Messung entnommen und 5 Minuten in ein Gemisch aus sekundärem Butylalkohol und Ethyläther getaucht, in dem Methylviolett gelöst war. Je nach Öffnungszustand der Stomata ergaben sich die Infiltrationsstufen:

0 = keine Infiltration, nur Wachspfropfen gefärbt.
1 = vereinzelte Stomata infiltriert.
2 = bis zu 50 % aller Stomata infiltriert.
3 = mehr als 50 % infiltriert; größere, aber noch getrennte Farbflecken.
4 = mehr als 90 % infiltriert; zusammenhängende Farbflecken.
5 = Infiltrationsflecke erfassen die gesamte Nadel.

Unter einem einfachen Präpariermikroskop war die Infiltration gut zu erkennen.

6.2.1.4 Wassergehalt

Der Wassergehalt der Pflanze ist unmittelbar von der elektrischen Ladung der Plasmakolloidteilchen abhängig, die die Dipole der Wassermoleküle durch elektrostatische Kräfte festhalten (Hydratation). Während in früheren Arbeiten der Bestimmung des Wassergehaltes große Bedeutung beigemessen wurde, verzichtet man auf deren Darstellung heute, da nur die Aussage über den Wassergehalt keine Ergebnisse über die Verfügbarkeit des Wassers für die Lebensansprüche der Pflanze liefern kann.

Ein höherer Wassergehalt nach Trockenstress, aber auch nach einer Kältezeit ist bei gleichen Außenbedingungen jedoch ein Hinweis für einen sparsameren Umgang mit dem zur Verfügung stehenden Wasser. Eine wasserreichere Pflanzenzelle ist besser vor Austrocknung und Tod geschützt.
Durch die Ermittlung der kutikulären Transpiration fiel die Größe des Wassergehaltes als Nebenergebnis an (Frisch- und Trockengewichtsbestimmung der Zweigabschnitte).

Die Einbeziehung dieses Merkmales in die statistische Auswertung zeigte recht eindeutige Unterschiede zwischen den Resistenzgruppen, sodaß eine Ergebnisdarstellung und Interpretation für notwendig erachtet wurde.

6.3 Zusammenhänge zwischen Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen und Trockenresistenz (Ergebnisse)

6.3.1 Wasserpotential der Pflanzen bei normaler und unterbrochener Wasserzufuhr

In Vorversuchen wurde geklärt, welchen Einfluß die Insertionshöhe und die Exposition des Gewinnungsortes der Pflanzennadeln ausmachen. Bei den kleinen, nur bis etwa 30 cm hohen Stecklingen ergeben sich keine Unterschiede, die jedoch bei den etwa 65 cm hohen Pfropflingen des Versuches 1979 auftraten. Hier zeigten sich geringe (in 10tel bar), mit der Pflanzenhöhe zunehmende Wasserpotentiale; auch schienen die südexponierten Triebe die Tendenz zu einer geringen Wasserpotentialerhöhung gegenüber den nordexponierten Zweigen aufzuweisen. Um diese Unterschiede auszuschalten, wurden deshalb bei den Pfropflingen Nadelproben generell am obersten Triebwirtel bei gleicher Exposition gewonnen.

Die Wasserpotentialmessungen wurden bei den drei Austrocknungsversuchen so umfangreich durchgeführt, daß sich sogar einige Werte statistisch absichern ließen.

Tabelle 14: Entwicklung des Wasserpotentials (in bar) der Pflanzen bei anfangs guter und mit fortschreitender Versuchsdauer schlechter werdender Wasserversorgung (vor Sonnenaufgang und am frühen Nachmittag)

Versuch 1979 (Pfropflinge)

	R_a-Gruppe	N_a-Gruppe	Unterschiede
Freiland überdacht:	n = 7	n = 7	
24.7.79 (1 Tag nach Versuchsbeginn)	4,1 (15,9)[x]	4,4 (17,3)	n. s.
31.7.	6,2 (16,6)	7,9 (18,2)	n. s.
3.8.	11,0 (21,0)	13,4 (21,4)	n. s.
9.8.	18,4	20,1	n. s.
13.8.	25,0 (23,8)	26,3 (25,1)	n. s.
21.8.	34,8	34,0	n. s.
4.9.	41,2	45,8	n. s.
23.8.[y] (n_a = 85)	35,4 (n_b=89)	38,2	[x](0,84 %)
28.8.[y] (n_a = 77)	36,4 (n_b=78)	37,9	[x](2,62 %)
Filclair-house:			
24.7.79	7,9 (15,6)	7,4 (18,1)	n. s.
31.7.	12,4 (20,3)	15,3 (22,4)	n. s.
3.8.	20,1 (22,9)	23,0 (28,6)	n. s.
9.8.	31,0	36,0	n. s.
13.8.	37,6 (34,3)	39,7 (37,7)	n. s.
21.8.	35,5 (39,7)	42,7 (42,5)	n. s.

Versuch 1980 - 2 (Stecklinge)

	R_b-Gruppe	M_b-Gruppe	N_b-Gruppe	
Freiland überdacht:	n = 11	n = 12	n = 12	
5.8.80 (1 Tag nach Versuchsbeginn)	4,1	5,0	5,0	n. s.
12.8.	8,1	9,9	11,3	[x](2,20 %)
19.8.	20,0	19,7	24,6	n. s.
22.8.	26,3	28,3	31,3	n. s.
27.8.	33,7	35,2	36,0	n. s.

x Die in Klammer angegebenen Werte sind Nachmittagswerte.

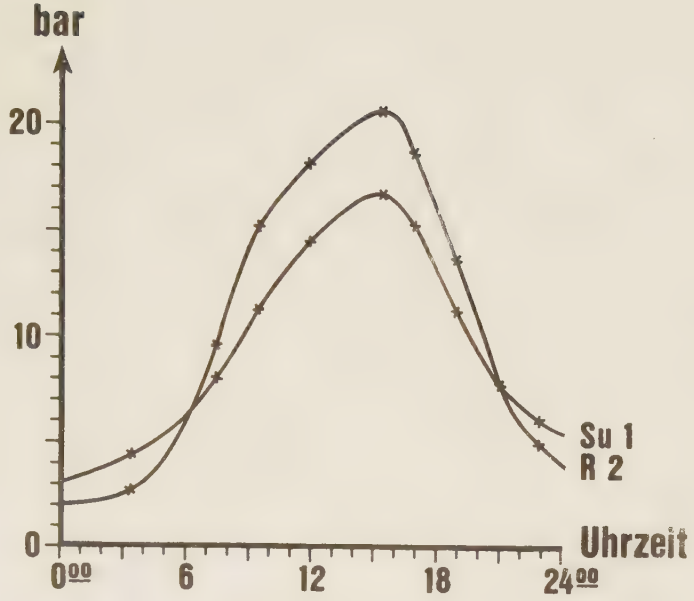
y Die angegebenen Werte sind die Mittelwerte aller an einem Tag gemessenen Versuchspflanzen.

Tabelle 14 gibt Meßwerte von Standard-Meßterminen wieder:

- die Werte vor Sonnenaufgang, zur Zeit der geringsten Transpiration, wo die gemessenen Minimalwerte des Gesamtwasserpotentials etwa die Summe des Bodenwasserpotentials und der hydrostatischen Spannungskomponente kompensiert und
- die Werte um die frühen Nachmittagsstunden, wo i. d. R. das Maximum des Gesamtwasserpotentials erreicht wird (WARING und CLEARY 1967; HICKMAN 1970; GRIFFIN 1973).

In nahezu allen Fällen haben die resistenten Gruppen ein geringeres Wasserpotential. Wie Freilandmessungen zeigen, besteht dies bei guter Wasserversorgung, nach den Messungen an den Versuchspflanzen auch bei geringem und ständig wachsendem Trockenstress.
Auch innerhalb der Klone haben die zuerst abnadelnden Pflanzen ein - z. T. sogar signifikantes - höheres Wasserpotential als die später abnadelnden bzw. überlebenden Pflanzen.
Das vorübergehende Absinken des Wasserpotentials der N_a-Gruppe (z. B. vom 23. zum 28.8.) kann als Zeichen dafür gedeutet werden, daß diese Gruppe über noch offene Stomata aus nächtlichen Nebelnässen bzw. hohen Luftfeuchtigkeiten ihr Wasserpotential aufgebessert hat.
Die früh vor Sonnenaufgang gewonnenen Werte sind sehr zuverlässig, die vom frühen Nachmittag sind dagegen mit Vorsicht zu beurteilen, da hier trotz rascher Meßfolge durch die in kurzer Zeit stark sich verändernden Potentialwerte die klonspezifischen Unterschiede nicht gesichert erfaßt werden können. Genauer werden die tatsächlichen Verhältnisse durch Tagesgänge des Wasserpotentials mit dichter Meßfolge wiedergegeben (vgle. auch KLEPPER 1968; HINCKLEY and RITCHIE 1970; RICHTER et. al. 1972).

In Anlage 9 sind eine ganze Reihe von gemessenen Tagesgängen dargestellt. Die Unterschiede zwischen verschieden trockenresistenten Klonen werden stets deutlich.
Abbildung 8 gibt hierfür ein Beispiel.



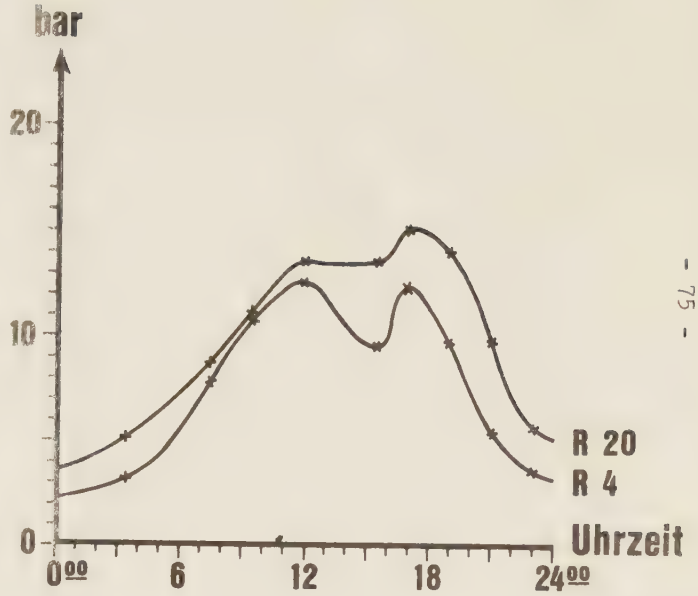


Abbildung 8: Tagesverlauf des Xylem-Wasserpotentiales von je zwei trockenheitsempfindlichen (Su1, R2) und relativ trockenresistenten (R4, R20) Fichtenklonen, gemessen am 25. 7. 1979 an 5jährigen Pfropflingen im Anzuchtquartier Grafrath (nomale Wasserversorgung)

Bei normaler Wasserversorgung haben trockenresistente Klone häufig einen zweigipfeligen Tagesgang des Wasserpotentials. Bei nicht resistenten Klonen ist dies nicht der Fall. Das läßt den Schluß zu, daß resistente Fichten schon bei geringen Wassersättigungsdefiziten - wie sie z. B. um die Mittagszeit auftreten - ihre Stomata schließen. Die stomatäre Transpiration wird eingeschränkt bzw. unterbrochen.
Dies führt auf längere Sicht bei anhaltendem Trockenstress zu einem geringeren Anwachsen der Wasserpotentiale gegenüber nicht resistenten Klonen. Abbildung 9 zeigt dies recht eindrucksvoll. Zum Zeitpunkt des Gleichgewichtes zwischen dem Wasserpotential des Bodens und der Pflanze, nämlich früh morgens vor Sonnenaufgang hat der trockenresistente Klon R 4 an allen Meßtagen einen geringeren Wasserpotentialwert. Auch in den einzelnen Tagesverläufen liegen die Wasserpotentialwerte des trockenresistenten Klones zu allen Tageszeiten stets niedriger. Mit zunehmender Trockenheit bleibt dieses niedrigere Wasserpotentialniveau des trockenresistenten Klones erhalten.

Bei beiden Klonen erhöht sich mit zunehmender Trockenheit das Spannungsniveau, und die Schwankungen im Tagesverlauf des Wasserpotentials werden geringer, bis sie schließlich bei Tag und bei Nacht auf einem nahezu gleich großen Wert verharren.
Die beginnende Verflachung der Kurve deutet auf zunehmenden Stomataschluß hin. Nähert sich der Tagesgang einer Geraden, dann herrscht Stomataschluß während des ganzen Tages. Die Wasserabgabe beschränkt sich in diesem Fall auf die kutikuläre Transpiration.

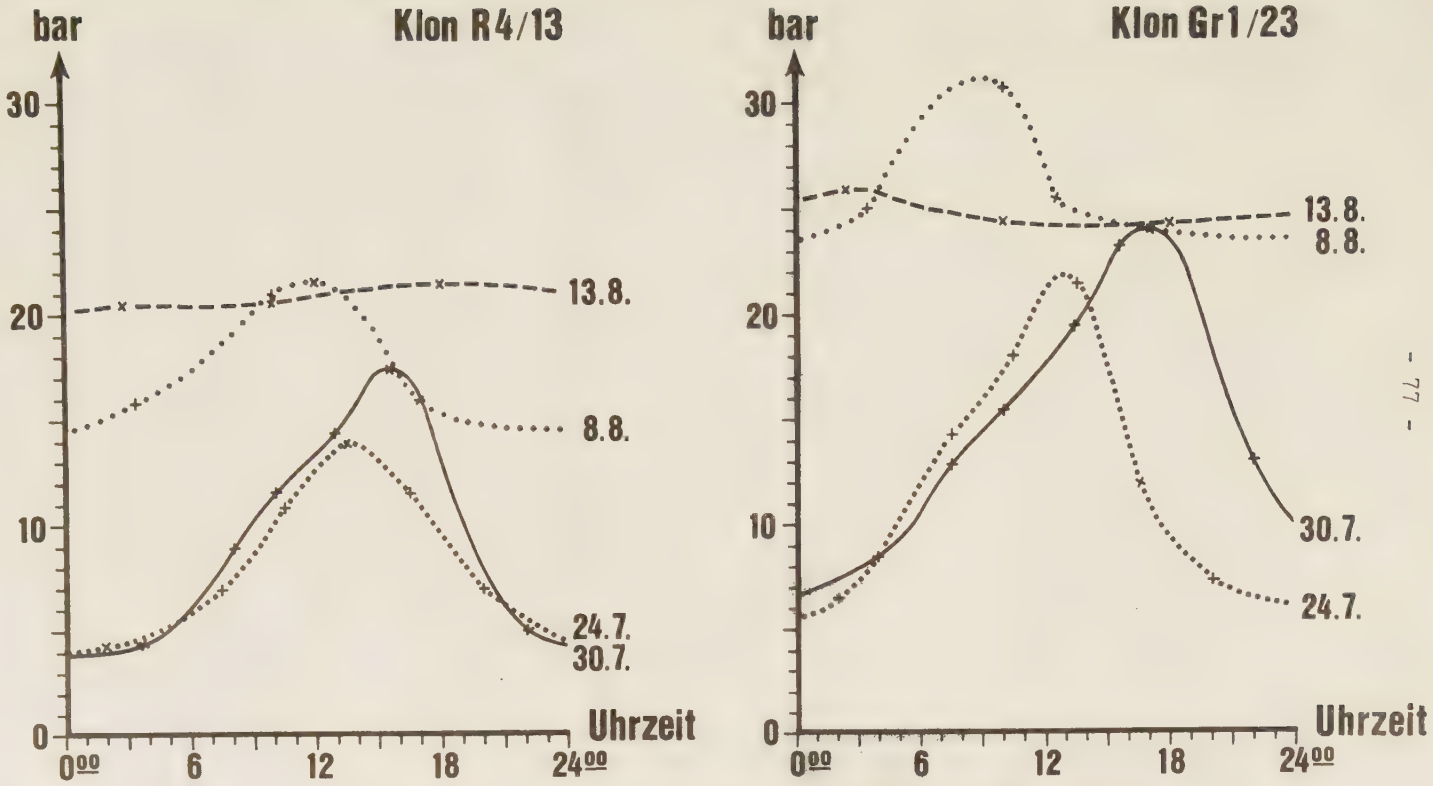


Abbildung 9: Tagesverlauf des Xylem-Wasserpotentiales eines trockenresistenten (R4) und eines nicht resistenten (Gr1) Fichtenklones bei normaler und zunehmend angespannter Wasserhaushaltslage, gemessen an 5jährigen Pfropflingen des Austrocknungsversuches 1979.

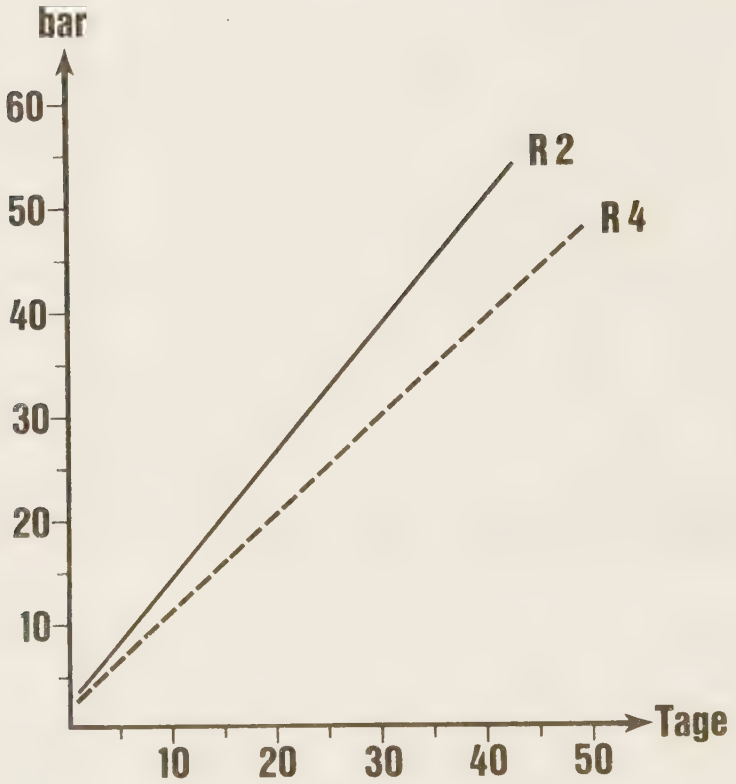


Abbildung 10: Zunahme des früh vor Sonnenaufgang gemessenen Xylem-Wasserpotentiales eines relativ empfindlichen (R 2) und eines relativ trockenresistenten Fichtenklones bei anhaltendem Trockenstress.

Abbildung 10 zeigt den über die Trockenstressperiode zunehmenden Anstieg des Wasserpotentials (frühmorgens vor Sonnenaufgang) eines nicht trockenresistenten (R 2) und eines sehr resistenten Klones (R 4).

Die Tagesverläufe selbst sind jeweils von der herrschenden Temperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit abhängig. Unter dem Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit kann sich der gesamte Wasserhaushalt sprunghaft ändern, wie kurzfristige Witterungsschwankungen zeigen. Auf die Ermittlung von klimaabhängigen Wasserpotentialschwankungen wird in dieser Arbeit aus Platzgründen verzichtet, obwohl diese für das Verhalten einzelner Klone interessante Rückschlüsse auf ihr Klimaverhalten zuließen. Die unterschiedlichen Reaktionen gegenüber den Witterungsverhältnissen der einzelnen Versuchsvarianten ließe gesonderte Auswertungen zu.

Eingehende Untersuchungen hierzu finden sich in den Arbeiten von LOPUSHINSKY 1969; WAGGONER and TURNER 1971; RICHTER 1974; HELLKVIST and PARSBY 1976 u. 1977; PEREIRA and KOZLOWSKY 1976 und 1977; GROSS and PHAM-NGUYEN 1978; u. a.

Der Anstieg der am Morgen und im Tagesverlauf gemessenen Wasserpotentialwerte läßt auf das Transpirationsverhalten der einzelnen Klone Schlüsse zu, auch sind aus dem Kurvenverlauf die Reaktionen des Spaltöffnungsmechanismus der Pflanzen zu erkennen.
Wasserpotential und Transpiration sind deutlich gekoppelt. Abbildung 11 gibt eine anhand der Messungen ermittelte Korrelation dieser beiden Größen wider.

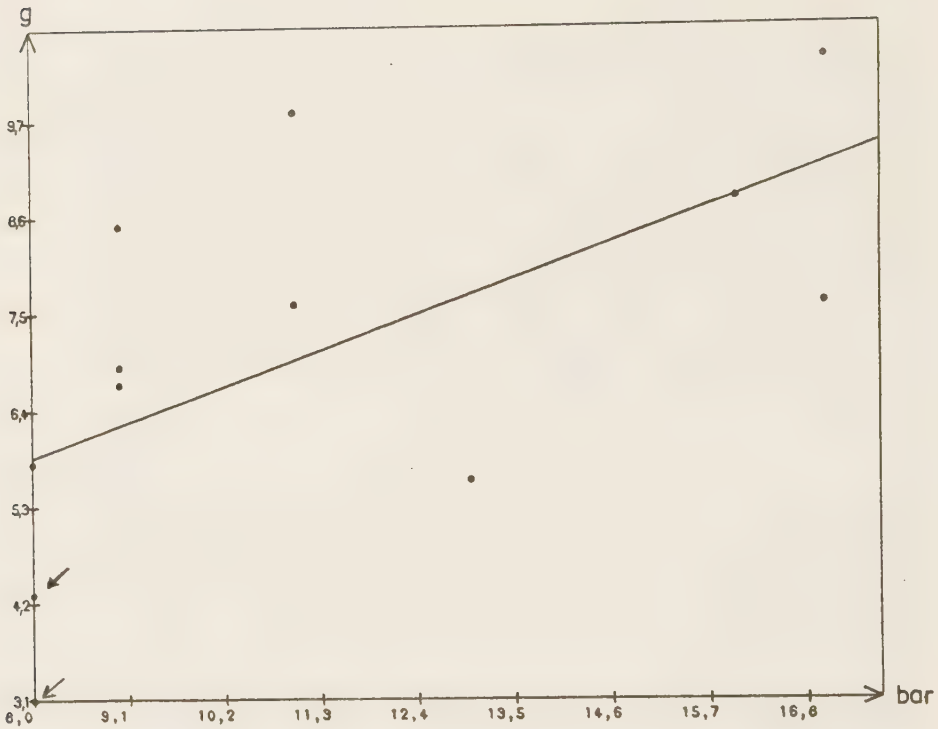


Abbildung 11: Korrelation zwischen Xylem-Wasserpotential (gemessen vor Sonnenaufgang 7 Tage nach Versuchsbeginn) und wöchentlicher Transpirationsrate (gute Wasserversorgung, normale Witterung) der Pflanzen der M_b-Gruppe (Stecklinge). ($r = 0,60$; $n = 12$; $P = 3,8\ \%$)

6.3.2 Einfluß der Wasseraufnahme

6.3.2.1 Wasserpotential des Bodens

Das Wasserpotential des Bodens ist zu Versuchsbeginn durch die gleiche Menge, Zusammensetzung und Feuchtigkeit des Bodensubstrats in allen Töpfen gleich. Alle Pflanzen haben somit zu

Beginn des Trockenstresses gleiche Startbedingungen. Durch die klon- und auch pflanzenspezifisch unterschiedliche Wasseraufnahme und Abgabe ändert sich das Wasserpotential des Bodens. Die Werte früh vor Sonnenaufgang gewonnen (Anlage 9) geben diese Entwicklung wider. Die Gruppen der relativ trockenresistenten und weniger Wasser verbrauchenden Klone wirken langsamer auf eine Absenkung des Bodenwasserpotentials hin.

6.3.2.2 Wurzel-, Nadel- und Sproßanteil

Die Resistenzgruppen unterscheiden sich im Nadel/Wurzel-Verhältnis hoch signifikant. Was nicht erwartet wurde, ist die Tatsache, daß die relativ resistenten Klone ein größeres Nadel/Wurzel-Verhältnis haben (R_a-Gruppe 2,4; N_a-Gruppe 2,2; 0 % Irrtumswahrscheinlichkeit). Dies ist weniger durch eine unterschiedliche Wurzelmasse bedingt, als vielmehr durch eine höhere Nadelmasse der R-Klone (0,19 % Irrtumswahrscheinlichkeit).

Beim Vergleich des Nadel/Wurzel-Quotienten der in Überlebensklassen eingeteilten Pflanzen (Klasse 1 = zuerst abgenadelte Pfl., Klasse 2 = später abgenadelte Pfl. einschl. Wert der optisch gesündesten Pflanze bei Versuchsabschluß) kommt bei einer Gegenüberstellung ein ganz anderes - ebenfalls signifikantes - Ergebnis heraus. Die später abnadelnden Pflanzen haben ein engeres Nadel/Wurzel-Verhältnis.

Hinsichtlich Nadelmasse und Nadelanzahl ergeben die Auswertungen der Versuche zur Ermittlung der kutikulären Transpiration (anhand von 5 cm langen Zweigabschnitten von Pfropflingen) ebenfalls Unterschiede. Die Gruppe der Resistenzklone hat bei einer geringeren Nadelanzahl ein signifikant höheres Nadel-Trockengewicht (0,68 % Irrt., $n_{Rb} = 27$, $n_{Nb} = 36$).

6.3.3 Einfluß der Wasserabgabe

6.3.3.1 Kutikuläre Transpiration

Die kutikuläre Transpiration ist nicht nur für die Ermittlung der winterlichen Trockenresistenz eine wichtige Kenngröße. Auch in sommerlichen Trockenperioden kann sie nach Einstellung der stomatären Transpiration für das Überdauerungs- und Durchhaltevermögen der Pflanze von großer Bedeutung sein.

6.3.3.1.1 Einfluß verschiedener Parameter bei Gewinnung, Behandlung und Lagerung des Pflanzenmaterials

Vorversuche ergeben nur geringe Unterschiede in der kutikulären Transpiration, sodaß es notwendig erscheint, zunächst zu prüfen, inwieweit verschiedene Parameter bei der Gewinnung, Behandlung und Lagerung der Zweigabschnitte von Einfluß sind.
Die Vorversuche ergeben innerhalb eines Klons

- Unterschiede im Wassergehalt, der kutikulären Transpiration und im Nadelabfall
  - bei Pflanzenmaterial verschiedener Standorte
  - bei Pfropflingen und Stecklingen
  - bei verschieden alten Pflanzen
  - bei nicht gleicher Entnahmestelle an der Pflanze.

Unterschiedliche Zweigexpositionen am obersten Triebwirtel spielen keine Rolle.

Ohne statistisch absicherbaren Einfluß sind

- der unterschiedliche Verschluß der Schnittstelle mit Paraffin bzw. Lac Balsam.
  Auch ohne Verschlußmittel treten keine auffallenden Unterschiede auf. Lac Balsam bewährt sich am besten. Er haftet gut und blättert nicht wie Paraffin ab.
- verschiedene Lufttemperaturen und
- verschiedene Luftfeuchtigkeiten bei der Lagerung.

Diese Parameter beeinflussen zwar die Wasserabgabe, heben aber

die auftretenden klonspezifischen Unterschiede nicht auf (vgl. SCHÜTT et. al. 1970).
Bemerkenswert ist folgendes Ergebnis:
Zweigabschnitte vergleichbarer Pflanzen gleicher Klonzugehörigkeit hatten auf trockenen Sandböden einen höheren Wassergehalt und eine geringere kutikuläre Transpiration als auf optimal wasserversorgten Standorten. Dies weist auf eine durch die andauernde Stressituation eingetretene "Abhärtung" hin, wie sie nach Einsetzen der Trockenheit in der nach der Reaktionsphase anschließenden Restitutionsphase entsteht (STOCKER 1948). Genauso denkbar ist aber auch eine aufgrund der optimalen Wasserversorgung im Anzuchtquartier vorher entstandene "Verweichlichung" verschiedener Klone gegenüber ihrem Verhalten am ursprünglichen Standort (TUMANOW 1927; ERNSGRABER 1954). Da diese Theorie bei sämtlichen nachgezogenem Pflanzenmaterial zutreffen könnte, würde streng genommen nur eine Versuchsdurchführung unter autochthonen Standortsverhältnissen absolut zuverlässige Werte liefern.

6.3.3.1.2 Berechnung der kutikulären Transpiration

Es ist allgemein üblich, die Transpiration als die flächen- oder trockengewichtsbezogene Verdunstung von Pflanzen zu definieren. Es ist aber auch möglich, die Wasserabgabe auf das Frischgewicht bzw. den Gesamtwassergehalt zu beziehen. Geht man von letztgenannter Definition aus, ist die Aussage über die Trockenresistenz relevanter. Die langsamere Wasserabgabe bei höherem Anfangswassergehalt würde beim Bezug auf das in diesem Fall geringere Trockengewicht höher dargestellt. Die kutikuläre Transpiration wird deshalb im folgenden als der auf den Anfangswassergesamtgehalt bezogene Wasserverlust definiert.
Da auch im Winter an frostfreien Tagen eine stomatäre Transpiration möglich ist (WEISE 1961; BÖRTITZ 1968), die noch wenige Stunden nach Entnahme der Zweigabschnitte anhalten kann, wird das Anfangsgewicht der Zweige erst einen halben Tag nach der

Gewinnung ermittelt. Tatsächlich weisen verschiedene Klone bei kurz nach der Gewinnung durchgeführten Wägungen erhebliche Wasserverluste auf, die plötzlich stark nachlassen, ein Zeichen für noch vorhandene stomatäre Transpiration. Da nach Abschneiden der Zweige mit einer zeitlich unterschiedlich verzögerten Einstellung der stomatären Transpiration der einzelnen Klone zu rechnen ist, wird beim Vergleich der Klone der erste gemessene Gewichtsverlustwert nicht allein betrachtet. Zur Ermittlung klonspezifischer kutikulärer Transpirationsunterschiede wird der Mittelwert jeweils der ersten drei gemessenen Gewichtsverlustwerte verwendet.

6.3.3.1.3 Schädigungs- und Letalbereich

Nach ARVIDSON (1951) ist das Wasserdefizit, das eine Pflanze gerade eben ohne Schädigung ertragen kann, kein konstanter Wert, sondern schwankt innerhalb eines Bereiches in Abhängigkeit verschiedener äußerer und innerer Faktoren. Innerhalb einer Art spricht ARVIDSON von einer "Reaktionsnorm", die individuelle Schwankungen einschließt. Dies läßt sich auch auf Klone übertragen. Ein äußerer Faktor ist der Standort, der bereits die vor der Entnahme des Zweiges erfolgte Belastung des Wasserhaushaltes der betreffenden Pflanze anzeigt. Ein innerer Faktor ist die darauf erfolgte klonspezifische Reaktion der Abhärtung bzw. Verweichlichung, die bereits beschrieben wurde. In mehreren Veröffentlichungen werden für Picea abies Wassergehalte angegeben, bei denen irreversible Schädigungen eintreten:

ZEIDLER (1933) bei einem Wassergehalt von 11,0 bis 16,5 % vom Frischgewicht
NEGER und FUCHS (1915) bei 20,3 %
MICHAEL (1966) bei 30,7 bis 40,7 % (im Winter)
TRANQUILLINI (1965) bei 160 - 68 % des Nadeltrockengewichts, (von Juli bis Oktober, bei der Zirbe)

Als letale Grenze geben an:
CHIEN-REN CHU (1936) 40,9 %
PISEK und LARCHER (1954) und LARCHER (1957) 50 - 60 %
(jeweils Wassergehalt vom Trockengewicht)

In Anlehnung an den Begriff des "subletalen Defizits" von OPPENHEIMER (1932) und PISEK und WINKLER (1953) werden auch von den letztgenannten Autoren als visuelle Abschätzung eines Trockenschadens ein Nadelabfall von 5 % angegeben. Das heißt, im vorliegenden Fall gibt das subletale Defizit an, wieweit die Zweige austrocknen können, ohne daß der Schaden mehr als 5 % Nadelabfall übersteigt. Im Winter ist dieses Defizit größer, weshalb bei den eigenen Untersuchungen 5 - 10 % Schaden als Grenze angegeben sind. Es wird jedoch bezweifelt, ob bei unterschiedlichen Witterungsparametern (Lufttemperatur und Feuchte) dieser Wert konstant bleibt.
Die in Anlage 8 dargestellten Ergebnisse zeigen, daß eine große Streuung der nach unterschiedlichen Kriterien ausgelesenen Klone im Nadelabfall besteht. Abbildung 12 zeigt Unterschiede im Nadelabfall von je 3 trockenresistenten (R 4, R 8 u. R 20) und 3 nicht resistenten (R 2, R 5, R 15) Fichtenklonen nach verschiedenen Gewinnungsterminen.

Werden die in sommerlichen Austrocknungsversuchen mit ganzen Pflanzen gebildeten Resistenzgruppen auch auf das Kriterium des Nadelabfalles projeziert, so ergeben sich zum Gewinnungstag 25.7. (sommerliche Resistenz) und zu der Summe der Tage 27.11./29.1./13.3. (winterliche Resistenz) signifikante Unterschiede zwischen den relativ trockenresistenten und den empfindlicheren Klonen. Es gibt jedoch auch Klone, die in ihrem Verhalten vom Mittel erheblich abweichen.

6.3.3.1.4 Austrocknung und Wasserabgabe

Die Zweige der einzelnen Klone nähern sich mit sehr unterschiedlicher Geschwindigkeit den kritischen Bereichen des Wasserentzuges. Je nach dem Wasserverlust (Defizit) des Zweiges ändert sich die kutikuläre Transpiration. Im Bereich mäßiger Defizite nimmt die kutikuläre Transpiration i. d. R. mit wachsenden Wasserverlust stark ab. Bei höheren Defiziten wird der Rückgang meistens geringer und fast linear (Abbildung 13).

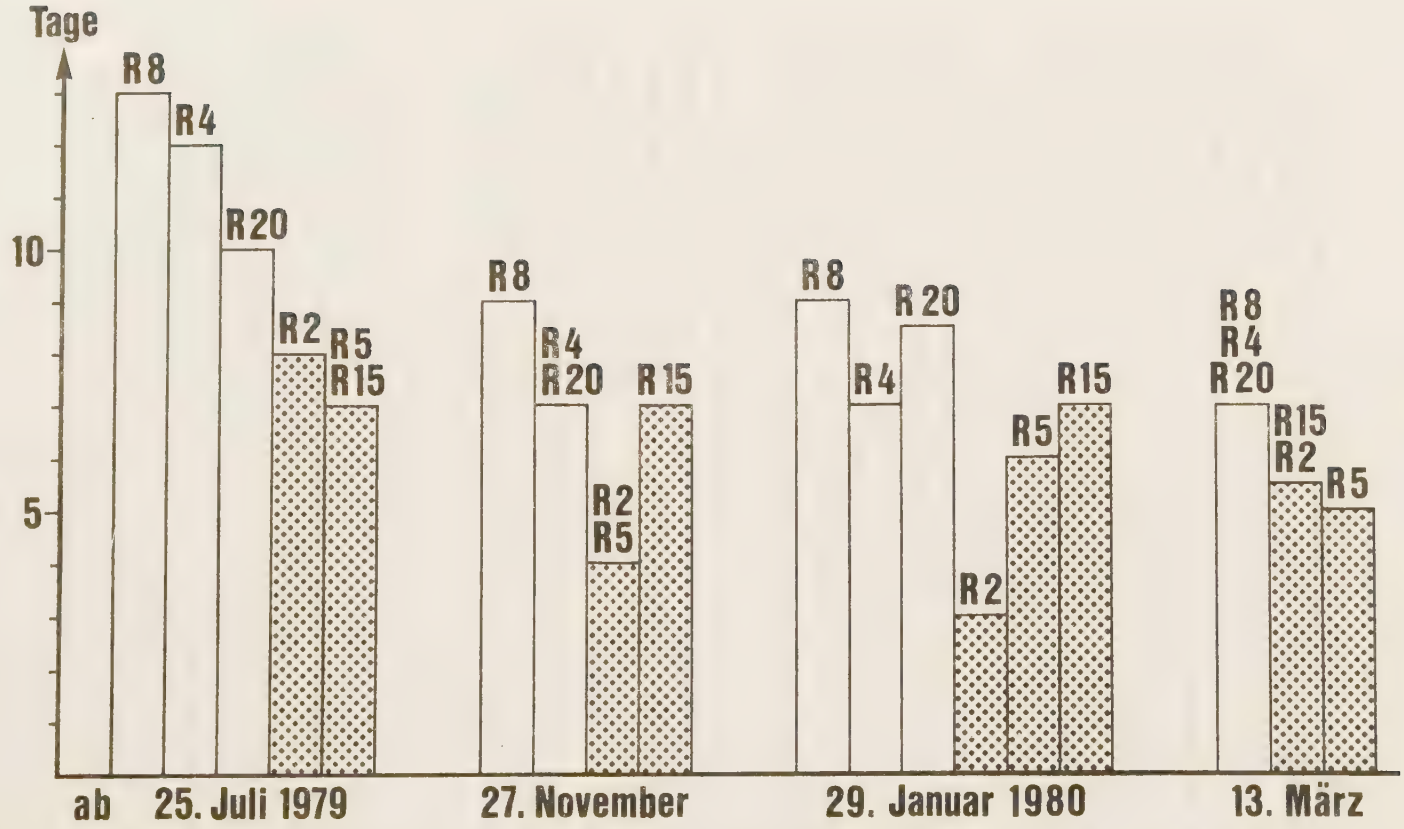
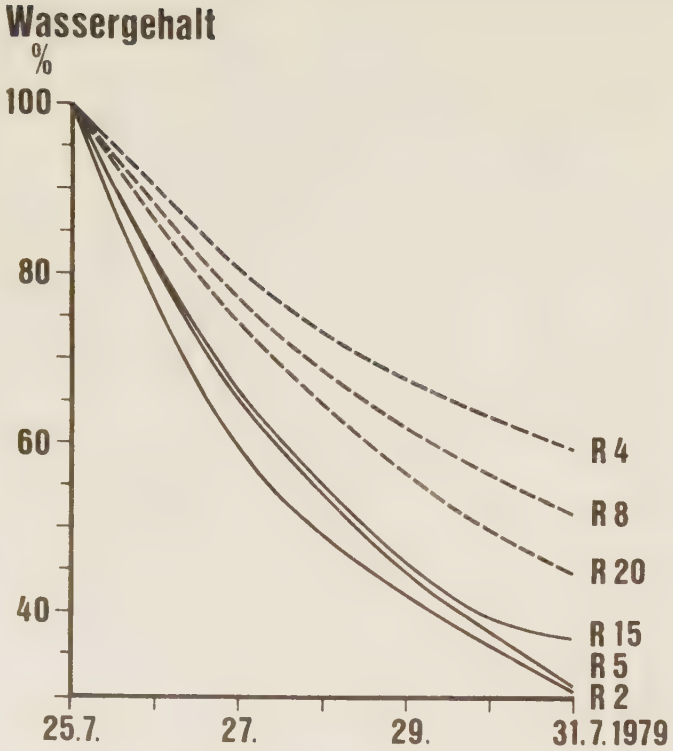


Abbildung 12: Zeitpunkt des 5 (-10)%igen Nadelabfalles als Folge der kutikulären Transpiration von je 3 relativ trockenresistenten (R4, R8, R20) und 3 relativ empfindlichen Fichtenklonen (R2, R5, R15) gemessen in Tagen, nach verschiedenen Gewinnungsterminen, von 5 cm langen 1jährigen Trieben.



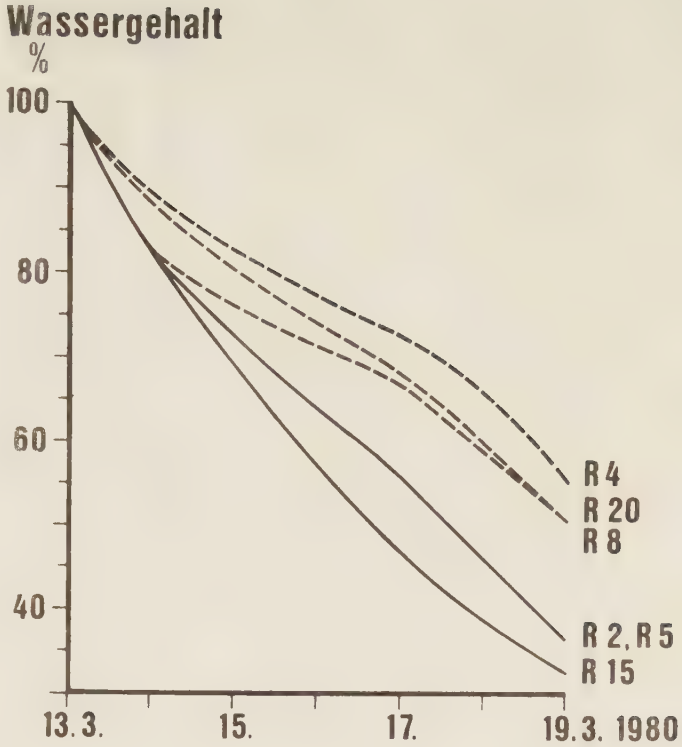


Abbildung 13:

Kutikuläre Transpiration (in % vom Gesamtwassergehalt) von je 3 relativ trockenresistenten (R4, R8, R20) und 3 relativ empfindlichen Fichtenklonen. Gemessen an 1jährigen Trieben im Sommer 1979 und im Frühjahr 1980.

Innerhalb der Klone bestehen je nach Gewinnungstermin unterschiedlich hohe Ausgangswassergehalte und je nach Jahreszeit auch ein anderes Verhalten in der Wasserabgabe. Mit Zunahme des Nadelalters vom Sommer zum Winter besteht die Tendenz zu geringerer Wasserabgabe. Dies ist vermutlich eine Folge der zunehmenden Kutikuladicke.

Eine Resistenzgruppenbildung (wie in Abschnitt 4.2.6 beschrieben) weist der R_b-Gruppe eine im Mittelwert geringere kutikuläre Transpiration zu, die zum Gewinnungstag 25.7. (P=2,76 %) und bei Pfropflingen zu allen Gewinnungstagen zusammen signifikant ist.

Korrelation zwischen Nadelabfall und kutikulärer Transpiration.

Zu nahezu allen Gewinnungstagen ergeben sich signifikante Korrelationen zwischen Nadelabfall und kutikulärer Transpiration. Die Korrelationen werden bei einer Zusammenfassung der Werte von den winterlichen bzw. über das ganze Jahr verteilten Gewinnungstagen immer straffer (größere Anzahl).

6.3.3.2 Stomatäre (sommerliche) Transpiration

In den Transpirationswerten der Anlage 7 ist auch der Anteil der kutikulären Transpiration mit enthalten. Da dieser nur etwa 0,5 % des Verdunstungsvermögens bei Koniferennadeln ausmacht, wird er vernachlässigt und damit die sommerlichen Transpirationswerte bei guter Wasserversorgung der stomatären Transpiration gleichgesetzt. Bei schlechter Wasserversorgung ist dies nicht mehr vertretbar, da durch vorübergehenden oder andauernden Stomataschluß der Anteil der kutikulären Transpiration wächst oder gar allein die Wasserabgabe ausmacht. Da sich die Pflanze der kutikulären Transpiration nicht entziehen kann, hängt es dann von ihr, den in der Pflanze verfügbaren Wasserreserven und der Höhe der erträglichen Entwässerung des pflanzlichen Gewebes ab, wie lange die Pflanze bei geschlossenen Stomatas durchzuhalten vermag.
Die stomatäre Transpiration der Versuchspflanzen hat einen breiten Spielraum.

Die Transpirationsmessungen ergeben auffallende Unterschiede zwischen relativ trockenresistenten und empfindlichen Klonen (siehe Abbildung 14).

Bei guter Wasserversorgung und normaler Witterung laufen die mittleren Transpirationswerte (in Gramm Wasser bezogen auf Gramm Nadeltrockengewicht) 12 trockenresistenter Klone mit denen von besonders empfindlichen Klonen (ebenfalls 12) nahezu parallel. Dabei verbraucht die nicht trockenresistente Klongruppe um 64 % mehr Wasser. Die Werte sind signifikant. Bei heißer Witterung (zum 9.6. simuliert durch Aufstellen der Pflanzen im Filclair-house, um den 28.7. durch extreme Freilandhitze) steigen bei beiden Resistenzgruppen die Transpirationswerte deutlich an und nähern sich einander. Bei zunehmendem Wasserstress fällt die Transpirationsrate ab und gleicht sich zwischen den beiden Gruppen immer mehr an. Dies ist folgerichtig, da nunmehr die R_b-Gruppe aus dem höheren Wasserreservoir, das sich aufgrund der geringeren Transpiration gebildet hat, mehr Wasser schöpfen kann. Die N_b-Gruppe hat dagegen ihr Wasserreservoir aufgebraucht, was zwangsläufig zu einer stärkeren Transpirationseinschränkung führen muß. Einige Transpirationswerte verschiedener Witterungsperioden und unterschiedlicher Wasserversorgung sind aus Tabelle 15 ersichtlich.

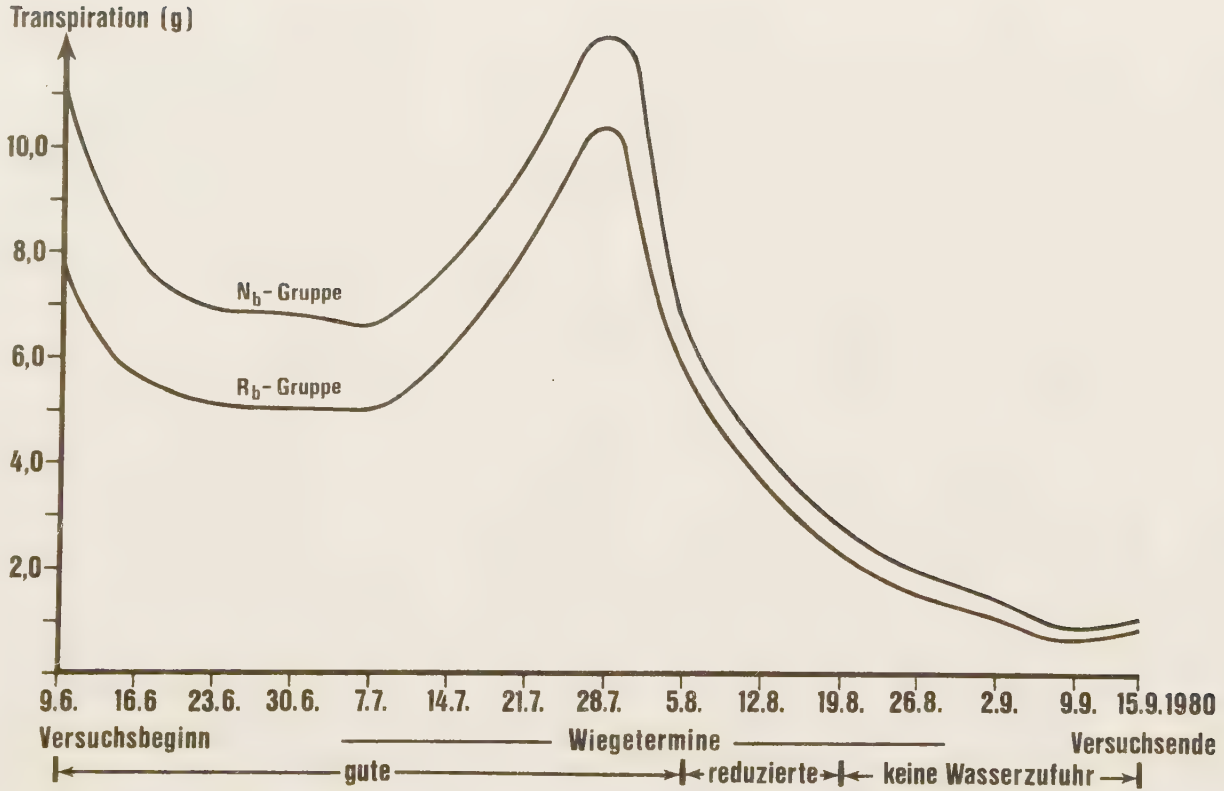


Abbildung 14: Wöchentliche Transpirationsrate (in Gramm pro Gramm Nadeltrockengewicht) relativ trockenresistenter (R_b-Gruppe; Mittelwert von 12 Klonen) und relativ empfindlicher (N_b-Gruppe; Mittelwert von 12 Klonen) Fichtenklone bei guter, reduzierter und unterbrochener Wasserzufuhr während des Sommers 1980, gemessen an 5jährigen Stecklingen.

Tabelle 15: Wöchentliche Transpiration (in Gramm/Gramm Nadeltrockengewicht) von Stecklingen

Klongruppe	R_b-Gruppe	M_b-Gruppe	N_b-Gruppe	Unterschiede
sehr gute H_2O-Versorgung, normale sommerliche Witterung	7,85	10,28	12,22	R<N 0,33 %
gute H_2O-Versorgung, normale Witterung	5,00	6,87	7,09	R<N 1,90 %
gute H_2O-Versorgung, hohe Lufttemperatur	10,95	12,88	13,00	n. s.
schlechte H_2O-Versorgung	4,27	5,33	4,93	n. s.

Die Ergebnisse des Austrocknungsversuches von 1979 ergeben trotz fehlenden Evaporationsschutzes auf der Bodenoberfläche der Topfpflanzen die gleichen signifikanten Unterschiede in der Transpiration.

6.3.3.3 Öffnungszustand der Stomata bei unterschiedlicher Wasserversorgung

Aufschluß über die Ursachen dieser Transpirationsunterschiede geben Messungen zur Ermittlung des Öffnungszustandes der Stomata (siehe Anlage 10). Hier zeigt es sich, daß trotz guter Wasserversorgung die relativ trockenresistenten Klone an wolkenfreien warmen Sommertagen um die Mittagszeit ihre Stomata schließen, während die nicht resistenten Pflanzen sie weitgehend offenhalten. Bei mäßiger Wasserversorgung ergibt sich das gleiche Bild. Bereits am Vormittag haben die R-Klone im Gegensatz zu den anderen ihre Stomata vollkommen geschlossen. Was ist aus diesen Beobachtungen zu schließen? Die trockenresistenten Klone vermeiden gleich von allen Anfang an das Risiko eines größeren Wasserverlustes. Schon bei geringstem Stress schränken sie die Transpiration wirksam ein.

Bemerkenswert ist die von verschiedenen Klonen äußerst riskante

Wasserhaushaltsstrategie. Trotz hoher Transpirationsintensität und damit verbundenen raschem Ansteigen des Wassersättigungsdefizits transpirieren sie weiter. Es wurde nicht überprüft, ob diese Klone vielleicht ihre Spaltapparate nur mangelhaft schließen können. Hierzu hätten die Spaltöffnungen nach fortgesetztem Trockenstress weiter beobachtet werden müssen.

6.3.4 Wassergehalt

Die nach den Austrocknungsversuchen sich als vergleichsweise trockenresistent zeigende Klongruppe R_b hat einen signifikant höheren Wassergehalt.

Tabelle 16: Mittlerer Wassergehalt in % vom Frischgewicht

	R_b-Gruppe	M_b-Gruppe	N_b-Gruppe	Unterschiede
Wassergehalt	53,38 (n = 27)	51,75	51,78 (n = 36)	$R_b > N_b$ x (2,86 %)

Die Wassergehaltswerte sind Mittelwerte der winterlichen Gewinnungstermine 27.11.79, 29.1.1980 und 13.3.1980.
In diesem Zusammenhang wird nochmals auf die Feststellung hingewiesen, daß vergleichbare Pflanzen des gleichen Klones auf stark trockengestreßtem Standort einen höheren Wassergehalt aufweisen als Pflanzen, die im Anzuchtquartier Grafrath stehen und bestens wasserversorgt sind (siehe Abschnitt 6.3.3.1.1).

6.3.5 Zusammenhang zwischen zunehmender Austrocknung (abnehmenden Wassergehalt) und Schrumpfung des Stammdurchmessers

Die geringere Austrocknung der R-Klone, die über Wasserpotential und Transpirationsrate offenkundig wird, schlägt sich auch im Durchmesser der Pflanzenstämmchen oberhalb und unterhalb der Pfropfstelle (Meßstelle jeweils 2 cm oberhalb - Pfropfreis - und 2 cm unterhalb - Unterlage - der Pfropfstelle in NS-Richtung; Meßstelle mit Filzschreiber markiert)

nieder. Die R_a-Klone schrumpfen in dem Zeitraum von Versuchsbeginn (23.7.1979) bis zum Meßtag 4.9.1979 signifikant weniger (Messung nur bei Variante 2 und 3, Freiland überdacht - ohne und mit wenig Wasser).

Tabelle 17: Schrumpfung des Stammdurchmessers in % vom Anfangswert (Variante 2, Versuch 1979)

	R_a-Gruppe	N_a-Gruppe	Unterschiede
oberhalb der Pfropfstelle	6,5	7,9	x(4,36 %)
unterhalb der Pfropfstelle	5,3	6,6	x(1,48 %)

Bei mehreren Klonen ist die Stammschrumpfung mit dem Kaliumgehalt und den gemessenen Xylem-Wasserpotentialwerten korreliert.

6.4 Besprechung der Ergebnisse

PHILIP (1966) hat eine Modellvorstellung für das Studium des Wasserhaushaltes entwickelt, in der die Pflanze das Bindeglied zwischen Boden und Atmosphäre bildet. Dazwischen fließt Wasser entlang eines energetischen Potentialgefälles. Dabei wird das Potentialgefälle in der Regel um so steiler, je stärker die Transpiration den Wassernachschub aus dem Boden mengenmäßig übertrifft. Das Wasserpotential (Saugspannung) charakterisiert diesen energetischen Zustand des Wassers in der Pflanze.
Die Wasseraufnahme aus dem Boden erfolgt über das Wurzelwerk. Dessen morphologische Ausbildung ist deshalb nicht unbedeutend.

Der Versuch erbrachte das überraschende Ergebnis, daß die R_a-Klone ein signifikant höheres Sproß-Wurzel-Verhältnis haben als die weniger trockenresistenten Klone. Im Regelfall haben Pflanzen trockener Standorte wie z. B. die Xerophyten ein relativ starkes und ausgedehntes Wurzelwerk und einen vergleichsweise geringen Sproß-Wurzel-Quotienten (STOCKER 1956; KAUSCH und EHRIG 1959). Auch für Larix europea und Larix leptolepis

haben LEIBUNDGUT (1965), für Abies alba MARCET (1971) und für Picea abies CIESLAR (1907) ein genetisch bedingtes, kleineres Sproß-Wurzel-Verhältnis trockenresistenter Herkünfte angenommen. Ob diese kleineren Quotienten aber erst durch den Trockenstress entstanden sind, ist den Arbeiten von LEIBUNDGUT und CIESLAR nicht zu entnehmen. Denn es ist eine bekannte Erscheinung, daß bei Trockenheit ein verstärktes Wurzelwachstum eintritt (WALTER 1960; BECKER 1977; KOON und DELL 1977).

Bei den trockenresistenten Klonen kommt dieses höhere Sproß-Wurzel-Verhältnis weniger durch eine geringere Wurzelmasse sondern mehr durch die signifikant höhere Nadelmasse dieser Klone zustande. Es wird angenommen, daß das bei einer geringeren Nadelanzahl signifikant höhere Nadeltrockengewicht mit dickeren und stärker kutinisierten Epidermisaußenwänden allgemein kräftigerer Nadeln zusammenhängt.

Die okulare Betrachtung der Nadellänge bzw. der Nadelquerschnitte unter dem Mikroskop anläßlich der Wasserpotentialmessungen gibt hierfür Hinweise. BRAUN (1977), der an zahlreichen auch in dieser Arbeit einbezogenen Klonen eingehende morphologisch-anatomische Nadeluntersuchungen durchführte, stellte bei relativ immissionsresistenten Klonen (die sich in dieser Arbeit als relativ trockenresistent erweisen) größere Nadellängen, ebenfalls höhere Nadeltrockengewichte und größere Nadelquotienten fest.
Für das Austrocknungsvermögen zwischen den Klonen spielen - wie nachgewiesen wurde - andere Größen als das Sproß-Wurzel-Verhältnis demnach eine entscheidendere Rolle. Nicht aber innerhalb der Klone. Hier zeigen die Unterschiede im Überdauerungsvermögen zwischen den im Austrocknungsversuch zuerst und den erst gegen Versuchsende und danach abnadelnden Pflanzen (innerhalb der einzelnen Klone und auch für alle Versuchspflanzen), welchen Einfluß das Sproß-Wurzel-Verhältnis innerhalb einer genetischen Einheit (im vorliegenden Fall eines Klones) auf die Überlebenschance bei Trockenheit hat. Pflanzen mit dem kleineren Quotienten, das sind Pflanzen mit einem relativ

großen Wurzelwerk überdauern einen Trockenstress eher. Sie erschließen entweder ein größeres Bodenvolumen nach Wasserreserven oder vermögen in dem zur Verfügung stehenden Bodenraum durch ihr dichteres Wurzelwerk das vorhandene Wasser besser aufzuspüren.
Auf die Bedeutung eines möglichst großen Wurzelwerkes für das Anwachsen der Pflanzen nach dem Ausbringen auf die Kulturfläche machen GÜRTH (1970), SCHMIDT-VOGT (1975) u. a. aufmerksam. Bekanntlich entspricht diese Phase einem Trockenstress. Um das Verhältnis von Sproß zur Wurzel günstig und damit einen guten Anwuchserfolg zu sichern, haben schon 1891 BORGGREVE (für alle Baumarten), 1952 HESMER (für Douglasie) und 1969 ABETZ (für Fichte) Wurzelschnitte vor dem Verpflanzen abgelehnt.

Im Sproß-Wurzel-Verhältnis spiegelt sich indirekt Ausdehnung, Verzweigungs- und Wachstumsintensität der Pflanze wider. Diese Größen sind wichtig für die Wasseraufnahme. Daneben ist es aber auch das Wasserpotential des Bodens, das jedoch bei diesen Untersuchungen außer Betracht bleiben kann, da es zu Versuchsbeginn einheitlich und nur durch die unterschiedliche Transpiration der Pflanzen verändert worden war. Auch die Wasserleitfähigkeit des Bodens (SLATYER 1967 ; KLUTE und PETERS 1969) dürfte keine Rolle spielen, da sie bei den in allen Töpfen gleichen Bodensubstrat zu Versuchsbeginn gleichzusetzen ist.

Das zwischen Boden und Atmosphäre in der Pflanze fließende Wasser, wird in seinem energetischen Potential durch das Wasserpotential an jeden beliebigen Ort in der Pflanze eindeutig charakterisiert.
Die geringeren Wasserpotentiale der trockenresistenten Pflanzen sind - das ergeben die nächtlichen Messungen vor Sonnenaufgang -

bei guter Wasserversorgung von Natur aus vorhanden. Auf den Zusammenhang zwischen dem Nährelementgehalt an Kalium bzw. dem Kalium/Calcium und Kalium/Calcium und Magnesium-Verhältnissen wird hier nochmals hingewiesen (Abschnitt 5.3).
Diese geringeren Wasserpotentiale bleiben auch am Tage bei stattfindender Transpiration erhalten. Interessant sind in diesem Zusammenhang auch die von BENECKE (1972) festgestellten viel geringeren Saugspannungswerte der Kiefer gegenüber der Fichte (siehe auch Abschnitt 5.5.2.4 Nährelementvergleich Kiefer-Fichte). Auch hat die Kiefer eine bzw. eine ausgeprägtere Mittagsdepression im Tagesgang. Die Kiefer reagiert demnach wie relativ trockenresistente Fichten.
WARING (1970) stellte fest, daß Pflanzen mit einem extensiveren Wurzelwerk ein geringeres nächtliches Wasserpotential aufweisen. Dies ist einsichtig, da diese Pflanzen schneller in der Lage sind, ihr am vorhergehenden Tage entstandenes Wasserdefizit wieder auszugleichen.
Daß Pflanzen mit geringeren Wasserpotentialen weniger transpirieren, das haben auch andere Autoren festgestellt (v. LÜPKE 1973; SCHMIDT-VOGT 1976; GROSS 1976).
Die beobachteten unterschiedlichen Schwankungen des täglichen Wasserpotentials weisen auf unterschiedliche Transpirationsintensitäten und auf klonspezifische Stomatareaktionen gegenüber bestimmten Wassersättigungsdefiziten der Luft hin.
Auch haben nach fortgeschrittener Austrocknung nicht trockenresistente Klone bei plötzlicher Zunahme der Luftfeuchte (nach Regenschauern oder bei Nebelnässen) mit einem Abfall der Wasserpotentialwerte (siehe Tabelle 14 v. 23. auf 28.8.) reagiert. Ein Zeichen für noch geöffnete Stomata .
Diese kaum oder nur sehr schwerfällig auf Trockenstress ihre Spaltöffnungen schließenden Pflanzen oder Klone haben deshalb von kurzfristig nur vorübergehenden Wasserangeboten mehr Nutzen als die trockenresistenten Pflanzen. Denn durch ihre offengehaltenen Stomata bei hoch angestiegenen Saugspannungen nehmen sie Wasser vergleichsweise schneller auf. Darauf deuten auch die relativ größeren Verpflanzungsschocks der trockenresistenten Pflanzen (Abschnitt 7), die durch ihr niedrigeres Wasserpotential

ein vorübergehendes Wasserangebot in dem ausgetrockneten Boden bzw. in dem durch die Verpflanzung unterbrochenen Wurzel-Boden-Kontakt nicht so schnell nutzen können.
Es läßt sich zusammenfassend sagen, daß bei den einzelnen Klonen das kurz vor Sonnenaufgang gemessene Saugspannungsniveau, Höhe und Verlauf der Tagesschwankungen verschieden sind. Sie sind abhängig vom Wurzelwerk und den Leitungsbahnen des Wassers in ihrem Verhältnis zur Nadelfläche und der Transpirationsintensität. Daneben spielen die Außenfaktoren eine Rolle: Wassergehalt des Bodens, Belichtung der Nadeln, potentielle Evaporation und Schließbewegungen der Stomata.

Interessante Hinweise auf die Stomatareaktion ist den Tagesgängen der Wasserpotentiale bei guter und angespannter Wasserversorgung zu entnehmen. Trockenresistente Klone haben nämlich häufig zweigipfelige, nicht resistente meist eingipfelige Tageskurven (Abbildung 8). Insbesondere an Strahlungstagen ist dies zu beobachten. Resistente verfügen schon allein dieser Beobachtung nach über ein empfindlicheres Spaltenschlußvermögen. Dieses Ergebnis ließe sich aber auch in der Weise deuten, daß nicht resistente ein höheres Wassersättigungsdefizit ertragen können. Das ist aber nach den Ergebnissen der Austrocknungsversuche nicht der Fall.
Eingipfelige Tagesgänge sind nach PISEK und TRANQUILLINI (1951) allgemein typisch für kühle und feuchte Tage, also für Tage, an denen nur ein relativ geringes Wassersättigungsdefizit der Luft auftritt. Aber auch bei kranken und geschädigten Bäumen sind eingipfelige Tagesgänge des Wasserpotentials vorherrschend. Sie haben nur noch eingeschränkt oder gar nicht mehr die Fähigkeit, ihre Spaltöffnungen zu schließen. BENECKE (1972) hat dies bei einer chlorotischen Tanne nachgewiesen. Bei immissionsgeschädigten Bäumen kann dies ebenfalls eintreten (VOGL 1964).

Das Wasserpotential der Pflanze ist also eine Größe, die mit geringem apparativen Aufwand schnell an Ort und Stelle bestimmt werden kann und hinreichend genügende Aussagen über den Wasserzustand in der Pflanze erlaubt, aber auch Rückschlüsse auf Stomatareaktion und Transpiration zuläßt. Die signifikanten Unterschiede im Wasserpotential früh vor Sonnenaufgang, also

dann, wenn das Wasserpotential des Bodens mit dem der Pflanze in einem Gleichgewichtszustand ist, zwischen den trocken- und nicht resistenten Pflanzen lassen den Schluß zu, daß mit dieser Methode ein zuverlässiges Trockenresistenzkriterium ermittelt werden kann. Die Wechselwirkungen zwischen Wasserpotential und Transpiration machen es schwer, eine getrennte Darstellung vorzunehmen.
Beide gewonnenen Größen stehen in so engem Verhältnis zueinander, daß bei der folgenden Besprechung der Transpirationsergebnisse Wiederholungen und Wiederaufnahme von bereits Gesagtem nicht zu vermeiden sind.
Wie schon einmal angeführt, gibt die Pflanze Wasser über die Stomata und Kutikula der Blätter bzw. Nadeln ab, aber auch über die Sproßachsen, die Rinde. Der Anteil der Rindentranspiration über die Lentizellen und das Periderm ist bei der Fichte aber wegen der vergleichsweise geringen Oberfläche und den fehlenden Spaltöffnungen (WETMORE 1926) sehr gering und wird wie evtuell auftretende Guttation (STOCKING 1956) nicht als eigene Größe der Wasserabgabe sondern im Rahmen der "Transpiration" (Abschnitt 6.3.3.2) mit ermittelt.
Die Wasserabgabe kann zu Wassermangel führen und damit zur "hydroaktiven" Schließung der Stomata (STÅLFELT 1929 u. a.). Hierbei kommt dem K-Ion eine besondere Bedeutung zu, wie RASCHKE und FELLOWS (1971), RASCHKE (1975) und MAIER-MERCKER (1979) bewiesen. Ein hoher Kaliumgehalt im Stomatabereich führt zu intensiveren Stomatareaktionen bei Bodenfeuchtigkeitsänderungen. Zusammenhänge mit Abschnitt 5 werden deutlich.

Nach Stomataschluß hängt es dann von der kutikulären Transpiration und den in der Pflanze verfügbaren Wasserreserven sowie der Höhe der erträglichen Entwässerung ihrer Gewebe ab, wie lange die Pflanze einem Trockenstress widerstehen kann.
In Abschnitt 6.3.4 konnte ein höherer Wassergehalt der trockenresistenten Klone nachgewiesen werden. Ob dieser jedoch für die Pflanze verfügbar ist oder nicht, kann nur schwer ermittelt werden. Jedenfalls dürfte auch das nicht pflanzenverfügbare "bound water" einer Austrocknung des Protoplasmas entgegenwirken.

Von den wasserabgebenden Größen ist die ermittelte kutikuläre Transpiration mit Vorsicht zu beurteilen, da bei den nicht stomatafreien Nadeloberflächen nie ausgeschlossen werden kann, ob nach allgemeinem Stomataschluß einzelne Spaltöffnungen nicht doch noch offen bzw. nicht ganz geschlossen sind. Dies würde sich bei der geringen kutikulären Transpirationsrate schon erheblich auswirken.
In zahlreichen Arbeiten wird bei Nadelhölzern davon ausgegangen (PISEK und BERGER 1938; MICHAEL 1966; ROSSA und LARSEN 1980), daß nach Beendigung der stomatären Transpiration nur noch eine kutikuläre stattfindet. Die Beendigung der stomatären Transpiration ist nach PISEK und BERGER (1938) an einem deutlich ausgeprägten Knick in der Transpirationskurve zu erkennen. Auch STÅLFELT (1929) und PFLEIDERER (1933) zeigen, daß dieser steile Abfall mit dem schließen der Spalten zusammenhängt. Dieser Knick wird bei den eigenen Untersuchungen bei sofortiger nach der Gewinnung der Triebe einsetzenden Wägungen ebenfalls beobachtet (vgl. Abbildung 15).

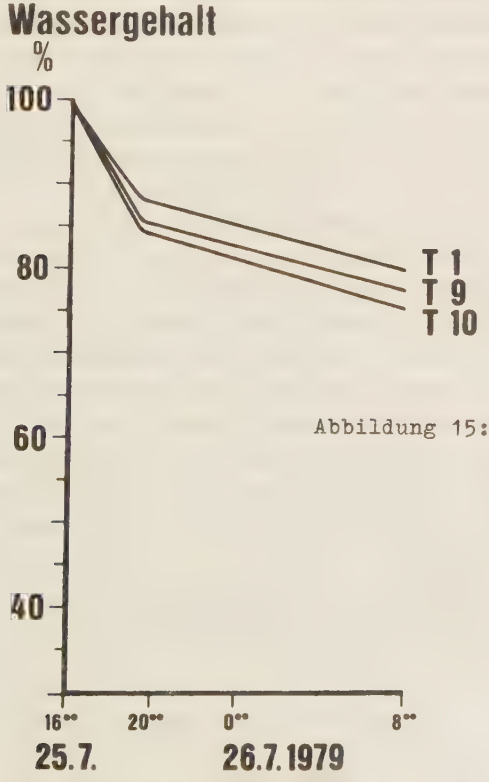


Abbildung 15: Übergang von der stomatären zur rein kutikulären Transpiration

Es wird deshalb jeweils erst einige Stunden nach dem Abschneiden der Triebe mit dem Wägen begonnen. So können die Triebe aus dem Freiland erst ins Labor gebracht werden, um sie dort auf einer Präzisionswaage zu wiegen. Aus dem Knick läßt sich die Einstellung der stomatären Transpiration entnehmen.

Die Verflachung der in Abbildung 13 (S. 87) anfangs lebhafteren kutikulären Transpirationskurven ist nach KAMP (1930) und STÅLFELT (1932) eine Folge der Entquellung ("incipient drying") der Kutikula. Das erneute steilere Abfallen danach (Abbildung 13 - März 1980) ist eine Folge des Nadelabfalles. Dieser Nadelabfall tritt bei klonspezifisch unterschiedlichen Wassersättigungsdefiziten ein.
Die Unterschiede zwischen den Klonen in der kutikulären Transpiration deuten auf eine unterschiedliche Kutikuladicke hin, wie sie auch ROSSA und LARSEN (1980) bei Douglasie nachweisen. Beide Autoren stellen zudem fest, daß mit zunehmender Stomataeinsenkungstiefe die kutikuläre Transpiration weiter abnimmt. Trockenresistente Douglasien zeichnen sich durch diese Austrocknungswiderstände aus. Bei Pinus taeda besitzen die trockenresistenten Herkünfte die gleichen ausgeprägten Merkmale (VAN BUIJTENEN et. al. 1976; KNAUF und BILAN 1974, 1977).
NAPP - ZINN (1966) und KRAMER (1969) halten die Dickenausbildung der Kutikula für genetisch bedingt.
SCHÜTT und SCHUCK (1972) finden keine quantitativen Unterschiede im Kutikularwachsanteil und in dem Anteil der Kohlenwasserstoff-, Alkohol- und Esterfraktionen verschieden immissionsempfindlicher Koniferen, was dafür spricht, daß die kutikuläre Transpiration nicht direkt von der Dicke oder Masse der Kutikula abhängt, sondern eher von der Struktur und der Einlagerung der epikutikulären Wachse in die Zelluloseschichten, wie dies PISEK und BERGER (1938), HÄRTEL und EISENZOPF (1953), LEYTON und JUNIPER (1963), PARKER (1968), JUNIPER (1970) und SCHÖNHERR (1976) annehmen.

Größere Bedeutung gegenüber der Trockenresistenz kommt der stomatären Transpiration zu. Transpiration und Assimilation

sind wechselseitig eng mit der Stomatafunktion verknüpft, da bei der Assimilation über die Stomata Kohlendioxid aus der Luft aufgenommen, gleichzeitig aber - aufgrund des Dampfdruckgefälles - Wasser abgegeben wird.
Die Korrelation zwischen der Transpiration und der Assimilation läßt sich so erklären, wobei jedoch Unterschiede zwischen dem Anteil an verbrauchtem Wasser und der Photosyntheseleistung bestehen (KOCH 1957). Das Ausmaß der Wasserabgabe durch Transpiration ist vom Sättigungsdefizit der Luft und somit von Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit abhängig (STOCKER 1956, vergleiche auch Abbildung 14, deren Transpirationsspitzen eine Folge heißer Witterung sind).
Die stomatäre Transpiration wird von der Pflanze im wesentlichen durch ihren hydroaktiven Spaltöffnungsmechanismus geregelt (BÜSGEN und MÜNCH 1927; STÅLFELT 1929, 1935; KREEB 1971; u. a.). Wassermangel führt zu einem Wassersättigungsdefizit in der Pflanze und damit zu Spaltenschluß. Nach MAIER-MERCKER (1979) ist der Schließmechanismus der Pflanze von den Umweltvariablen Wasserzufuhr und Evaporationsbeanspruchung abhängig. Beide sind eng korreliert. Jede Störung dieser Wechselbeziehung führt zu Stomataschluß. Gegenüber Wassermangel, genauer gesagt gegenüber Wassersättigungsdefiziten reagieren die untersuchten Klone jedoch sehr verschieden.
Die Resistenzklone schließen ihre Spaltöffnungen - wie gezeigt wurde - schon bei geringsten Defiziten, z. B. an Sonnentagen in der Mittagszeit trotz anhaltend guter Wasserversorgung. Bei zunehmender Austrocknung öffnen sie sie kaum mehr. Diese empfindliche Reaktion ist vielfach auch bei Pflanzen trockener Klimata oder trockener Standorte zu beobachten. Bei Pflanzen, die in trockenen Gebieten leben ist diese Diffusionssperre vielfach noch verschärft: durch in die Epidermis versenkte Spaltöffnungen (ROSSA und LARSEN 1980), durch Kutikularisierung der inneren Atemhöhle (FREY-WISSLING und HAUSSERMANN 1941; LEWIS 1948; vgl. HEISS 1980). Vieles deutet demnach auf einen Sonnencharakter der Resistenzklone. Sonnenblätter haben aber auch, wie früher schon REA (1921), RYWOSCH (1925) und PISEK und CARTELLIERI (1932) feststellen mehr Stomata als Schatten-

blätter; das gleiche trifft auf Xerophyten zu, die eine größere Stomatazahl als Mesophyten haben (MAXIMOW 1929). Weiterhin sind die Spaltöffnungen der Xerophyten und Pflanzen bzw. Pflanzenteile mit Sonnencharakter kleiner (HENSER 1919; SCHEIBE 1927). Eine erhöhte Stomatadichte weist MAXIMOW (1929) bei trockengezogenen Pflanzen nach.

SALISBURG (1927) sieht als Grund für die größere Stomatazahl und deren kleineren Ausbildung eine Verkleinerung der Zellgröße, die bei Trockenheit eintritt und somit zu einer größeren Spaltenzahl je Flächengröße führt. Bei auch mit in diese Arbeit einbezogenen relativ immissionsresistenten Klonen findet BRAUN (1977) eine solche signifikant höhere Stomatazahl.

Die bei Schatten-, insbesondere aber bei Wasserpflanzen häufig festgestellte, verlorengegangene Beweglichkeit der Schließzellen (BIEBL 1951) könnte ein Hinweis für die Unterschiede der Schließbewegung der Stomata zwischen den R- und N-Klonen sein. Vielleicht haben die N-Klone mehr Schattencharakter und dadurch eine weniger empfindlichere Spaltöffnungsregulation. Sie riskieren damit eine größere Unterbilanz, indem sie erst bei größeren Wassersättigungsdefiziten ihre Spaltöffnungen schließen. Umgekehrt dürften nach Beendigung eines Trockenstresses die Stomata bei den N-Klonen eher wieder geöffnet werden.

STOCKER (1956) gibt für die empfindlichere Spaltöffnungsreaktion der R-Klone eine plausible Erklärung. Die kleineren Öffnungen (einer jedoch höheren Stomatazahl) führen zu einem wirkungsvolleren Spaltenschluß. Es wird angenommen, daß bei den kleineren Öffnungen die Schließbewegungen schneller sind wie dies HYGEN (1951) bei Pflanzen von trockenen und sonnigen Standorten im Vergleich zu Pflanzen von feuchten und schattigen Standorten nachweist. Verschiedene Autoren haben darüber hinaus eine bei Trockenstress größere Schließreaktionsgeschwindigkeit der Stomata bei gut mit Kalium versorgten Pflanzen festgestellt (siehe Abschnitt 5.5.2.3). Eine höhere Schließbewegungsgeschwindigkeit darf bei einer Wasserunterbilanz nicht unterschätzt werden.

Größe, Anordnung und Dichte, Einlagerung von Kutikularwachsen sowie Bau, Reaktionsweise und Reaktionsgeschwindigkeit des Spaltöffnungsapparates können Gründe für die Unterschiede in der Transpiration zwischen den Resistenzgruppen sein.

Betrachtet man aber z. B. die einzelnen Klone der R_b-Gruppe, so fällt auf, daß der Klon R 14 trotz seiner hohen Trockenresistenz eine relativ hohe Transpirationsrate aufweist. Das spezifische Verhalten der in den Transpirationsversuchen verwendeten Einzelpflanzen ist sicher, da dieser Klon auch eine sehr hohe Schadstoffaufnahme hat (siehe Abschnitt 8.4.1.3). Die hohe Transpiration ist bei diesem Klon ein gesichert klonspezifisches Verhalten. Das Trockenresistenzverhalten dieses Klones dürfte demnach auf Trockenhärte (Plasmaresistenz) beruhen.
Der bei den Klonen festgestellte unterschiedliche Wassergehalt wird hier nicht mehr besprochen, da er im Abschnitt 5.5.2.3 im Zusammenhang mit dem K-Gehalt ausführlich diskutiert wurde.

Zwischen der ermittelten Schrumpfung des Stammdurchmessers bei Trockenstress und dem Wasserpotential in der Pflanze hat KLEMMER (1969) einen Zusammenhang festgestellt. An Sonnentagen wies er eine Schrumpfung des Stammdurchmessers nach, die je nach andauernder Bodentrockenheit anhielt.
Auch WORRALL (1966) benutzte die "pressure-bomb-technique", um die Auswirkungen von Trockenstress auf das Wasserpotential und das aktuelle Wachstum zu ergründen. Zwischen Stammschrumpfung und Wasserpotential fand er eine lineare Korrelation.
Auf beträchtliche Abnahmen des Umfanges von Stämmen stark transpirierender Bäume hat schon MAC DOUGAL (1925) hingewiesen.

Abschließend wird festgehalten, daß die Wasserabgabegrößen, das sind die stomatäre und die kutikuläre Transpiration für das Überleben im Trockenstress die größte Bedeutung haben. Dies deckt sich auch mit den später folgenden Immissionsuntersuchungen, bei denen ebenfalls die Klone die geringsten Schadstoffgehalte und Schädigungen aufweisen, die neben einer geringen stomatären auch eine geringe kutikuläre Transpiration aufweisen.

6.5 Zusammenfassung

Die Trockenresistenz einer Pflanze ist von einer ganzen Reihe den Wasserhaushalt beeinflussender Zustandsgrößen abhängig. Sie beginnt mit der Wasseraufnahme. Pflanzen mit einem relativ hohen Wurzelwerksanteil, also einem kleinem Sproß-Wurzel-Verhältnis können dem Boden mehr Wasser entziehen und damit den Wasserhaushalt länger ungestört aufrechterhalten.
Bedeutsamer sind die Größen der Wasserabgabe. Insbesondere die stomatäre Transpiration, die für den größten Wasserumsatz verantwortlich ist. Pflanzen mit geringer stomatärer Transpiration - genetisch bedingt und, bzw. oder infolge eines auf Wasserdefizite äußerst empfindlich reagierenden Schließbewegungsmechanismus - sind trockenresistenter. Sie haben bei Trockenstress für die weitergehende kutikuläre Transpiration einen relativ großen Wasservorrat. Bei ausgesprochen trockenresistenten Fichten ist dieser durch geringere Transpiration bedingte Wasservorrat durch einen genetisch höheren Wassergehalt in der Pflanze zusätzlich verbessert.

Ist auch die kutikuläre Transpiration gering, so hat die Pflanze die besten Voraussetzungen für das Überleben im Trockenstress. Ihre Trockenresistenz ist dann besonders hoch. Mit diesen unterschiedlichen Mechanismen und Zustandsgrößen erklärt sich die weite Spanne zwischen besonders trockenheitsempfindlichen und besonders trockenresistenten Pflanzen.

7. Wuchsleistung

7.1 Literaturüberblick

Über die Auswirkungen der Trockenheit und von Immissionen auf das Wachstum der Pflanzen gibt es viele Veröffentlichungen, deren wesentlichste in der Tabelle 18 nach ihrem Einfluß auf phänologische, morphologische und ertragskundliche Merkmale gegliedert sind. Ursache dieser Merkmalsbeeinflussung ist in allen Fällen eine Beeinträchtigung der Assimilation.

Tabelle 18: Literaturüberblick: Auswirkungen der Trockenheit (von Immissionen) auf die Wuchsleistung von Pflanzen

Wuchsreaktion auf	ausgelöst durch Trocken-heit	Immis-sionen	Autor(en) (Jahr der Veröffentl.)	Pflanzen-material
Assimilation	-		STOCKER (1956)	Zusammenfassung d. Literatur
	-		POLSTER u. FUCHS(1960)	Picea,Larix.
	-		BRIX (1962)	Tomate u.a.
	-		WEISE u. BÖRTITZ(1964)	Picea spec.
	-		WEISE u. FUCHS (1964)	Populus
	-		KÜNSTLE et.al. (1970)	Waldbestand
	-		AUSSENAC (1978)	Forstpflanzen
	x	x	KOZLOWSKI u. KELLER (1966)	Literaturüber-sicht
		-	WIELER (1903)	Forstpflanzen
		-	KOCH (1957)	Picea abies
		-	KELLER (1958,1971b,1973b, 1977,1978)	Koniferen
		-	KELLER u. MUELLER(1958)	Forstpflanzen
		-	BÖRTITZ (1964)	Picea abies
		-	THOMAS (1964)	allg.
		-	VOGL (1964)	Pinus s.
		-	DÄSSLER (1971)	Koniferen
		-	SUKETA et.al.(1971)	Erdbeeren
		-	WOLTZ et.al. (1971)	Orangen
		-	BARNES (1972)	Pinus
Wurzelwachstum	+		DAFIS et.al(1969)	Pinus
	+		ORLOV et.al.(1974a+b)	Pinus
	+		BECKER (1977)	Abies spec.
	+		KOON et.al.(1977)	Pseudots.

Wuchsreaktion auf	ausgelöst durch Trocken-heit	Immis-sionen	Autor(en) (Jahr der Veröffentl.)	Pflanzen-material
Höhentrieb-wachstum	-	-	WIEDEMANN (1925)	Picea abies
		-	PELZ u. MATERNA(1964)	Picea abies
		-	JENSEN (1979)	Populus u.a
		-	FLÜCKIGER-KELLER et.al. (1979)	verschied.
	-		KREEB (1957)	allg.
	-		KRAMER (1963)	allg.
	-		GATES (1964)	allg.
	-		STRANSKY u. WILSON(1964)	Pinus
	-		GARRETT u. ZAHNER(1973)	Pinus
	-		ORLOV et.al.(1974a 1974b)	Pinus
	-		RICHTER (1974)	Taxus
	-		BECKER (1977)	Abies spec.
	-		KOON et.al. (1977)	Pseudots.
	-		BORN et. al. (1978)	Pinus s.
	-		AUSSENAC (1978)	Forstpfl.
Höhentriebwachstum als sog. Verpflanz-ungsschock	-		GÜRTH (1970)	Literaturüber-blick
	-		v. LÜPKE (1972,1973)	Picea u. Pseudots.
	-		PARVIAINEN (1979)	Picea abies
Seitentrieb-wachstum	-		HAVRANEK et.al.(1972)	Larix
	-		GARRETT u. ZAHNER(1973)	Pinus
Durchmesser-wachstum		-	VINŠ (1961,1964)	Waldbäume
		-	TRESHOW et.al.(1967)	Pseudots.
	-		v. SECKENDORFF (1881)	Pinus nigra
	-		FRIEDRICH (1897)	Waldbäume
	-		BÖHMERLE (1907)	Waldbäume
	-		MAC DOUGAL (1925)	allg.
	-		FLURY (1927)	Waldbäume
	-		WALTER (1940)	Waldbäume
	-		WECK (1948)	Koniferen
	-		WELLENHOFER (1948)	Quercus
	-		MÜLLER-STOLL (1951)	Waldbäume
	-		HUBER et.al.(1952)	Waldbäume
	-		KRÖNER (1952)	Waldbäume
	-		KERN (1960)	Picea abies
	-		ZAHNER et.al.(1967)	Red pine
	-		ZAHNER (1968)	allg.
	-/+		BECKER (1977)	Abies spec.
	-		FIEDLER (1977)	Picea abies
	-		AUSSENAC (1978)	Forstpfl.
	-		MRÁZ (1979)	Picea abies

Wuchsreaktion auf	ausgelöst durch Trocken-heit	Immis-sionen	Autor(en) (Jahr der Veröffentl.)	Pflanzen-material
Nadel- bzw. Blattmerkmale:				
Länge	-		RICHTER (1974)	Taxus
Anzahl	-		RICHTER (1974)	Taxus
	-		BECKER (1977)	Abies spec.
	-		AUSSENAC (1978)	Forstpfl.
Abstand	-		RICHTER (1974)	Taxus
phänologische Merkmale:				
Austriebsverzögerung				
	-		BECKER (1977)	Abies spec.

Erläuterungen zu Tabelle 19:

Trockenheit bzw. Immissionen vermindern Wuchsmerkmale = -
erhöhen = +
wirken = x

Die Ergebnisse der genannten Arbeiten sind sehr einheitlich. Sie lassen sich wie folgt zusammenfassen:
Trockenheit führt je nach Beeinträchtigung des Wasserhaushaltes der Pflanze zu einer unterschiedlichen Einschränkung bzw. Einstellung der Assimilation (STOCKER 1956) mit folgenden Erscheinungen:

phänologisch:
- zu einer Verzögerung des Austriebes, wenn die Trockenheit im Jahre vor bzw. im Frühjahr vor oder während des Streckungswachstums eintritt (z. B. BECKER 1977)

morphologisch:
- zu einer geringeren Nadel (Blatt)-Anzahl (RICHTER 1974, BECKER 1977, AUSSENAC 1978)
- zu einem engeren Nadel (Blatt)-Abstand (RICHTER 1974)
- zu einer verringerten Nadel (verkleinerten Blattfläche) -länge (RICHTER 1974)

- zu einem geringeren Nadelgewicht (ORLOV et. al. 1974a)

ertragskundlich:

- zu stärkerem Wurzelwachstum insbesondere im Trockenjahr (DAFIS 1969; ORLOV et. al. 1974a, 1974b; KOON et. al. 1977; BECKER 1977)
- zu verringertem Höhenwachstum insbesondere im Jahr nach der Trockenperiode, aber auch im Trockenjahr selbst, wenn die Trockenheit im Frühjahr bzw. während des Austriebes herrscht (WIEDEMANN 1925; KREEB 1957; KRAMER 1963; GATES 1964; u. a.)
- zu verringertem Seitenwachstum, dessen Reduktion mit abnehmender Baumhöhe geringer wird (HAVRANEK und TRANQUILLINI 1972; GARRETT und ZAHNER 1973)
- zu verringertem Durchmesserwachstum im Trockenjahr und auch noch in den Folgejahren (WIEDEMANN 1925; KREEB 1957; KRAMER 1963; GATES 1964; u. a.)

Alle diese Erscheinungen treten auch beim Verpflanzen auf, weil damit ein mehr oder minder ausgeprägter Trockenstress verbunden ist (GÜRTH 1970; u. a.).
Indirekte Folgen, sogenannte Sekundärschäden, die nach Trockenheit eintreten können, werden in dieser Arbeit nicht behandelt. Gerade die extremen Trockenjahre der letzten Jahrzehnte haben aber gezeigt, welche verheerenden Folgen hierdurch entstehen können (Hallimasch, Fichtengespinstblattwespe, Borkenkäfer, u. a.).
Immissionen wirken, wie schon AUST (1914) und WIEDEMANN (1925) rein okular festgestellt haben wie Trockenheit. Spätere Untersuchungen ergaben, daß das Vertrocknen durch Immissionseinfluß vermutlich auf einer Lähmung der Spaltöffnungen (KOCH 1957; PELZ und MATERNA 1964) beruht, was zu einer ungehinderten Wasserabgabe führt. In Trockenjahren wird dieses Symptom erheblich verstärkt (PELZ und MATERNA 1964).
Über die Unterschiede in den Wuchsreaktionen bei Trockenstress verschieden trockenresistenter Herkünfte bzw. Klone einer Pflanzenart finden sich keine Angaben in der Literatur.
Es ist deshalb auch das Ziel der Untersuchungen, die Wuchs-

reaktionen unterschiedlich trockenresistenter Klone im und nach einem Trockenstress zu ermitteln.

7.2 Methode

Von den durch Trockenheit eintretenden Wuchsreaktionen wurde nur der Einfluß auf das Höhen- und Durchmesserwachstum des Stammes ermittelt, da diese beiden Größen für den Züchter, forstlichen Praktiker und Ertragskundler von besonderen Interesse sind.
Bei den Austrocknungsversuchen wurde mit dem Trockenstress begonnen, als jeweils alle Klone ihr Trieblängenwachstum abgeschlossen hatten. Dies war an der Braunfärbung der gebildeten Knospen zu erkennen. Da während der jeweils relativ kurzen Trockenperioden eine nachweisbare Jahrringbildung nicht eintrat, mußten sich Wuchsleistungsmessungen auf die Schrumpfung der Stammachse und auf den Höhenaustrieb im Jahr danach beschränken. Diese Messungen wurden nur bei den Pfropflingspflanzen des Austrocknungsversuches 1979 durchgeführt.
Den Wuchsleistungsuntersuchungen kamen zugute die mit dem gleichen Klonmaterial angelegten und vorhandenen Versuchs- und Probeanbauflächen und das ausgesprochene Trockenjahr 1976, das sich sehr eindrucksvoll auf Höhen- und Durchmesserwuchs auswirkte. Im Anzuchtquartier Grafrath konnten dazu zum Vergleich, umfassende Messungen an gut wasserversorgten Pfropflingen durchgeführt werden.
Der durch Verpflanzung entstehende Trockenstress wurde an den im Frühjahr 1979 aus dem Pflanzbeet in die Versuchstöpfe (normale Wasserversorgung durch wiederholtes Gießen) und den im Mai 1979 auf einer Kulturfläche (schlechte Wasserversorgung durch anhaltende Trockenheit nach der Verpflanzung) ausgebrachten Pfropflingen beobachtet.

So konnten Aussagen über die Wirkung der unterschiedlichsten Wasserversorgung (je nach den Standortsverhältnissen der Versuchsflächen) bei natürlichen Trockenperioden gewonnen werden.

Die Versuchs- und Probeanbauflächen liegen in mit Immissionen unbelasteten und unterschiedlich stark belasteten Gebieten.
Die Trieblängen- und Höhenwuchsmessungen wurden bei Pflanzen, deren Gesamthöhe in Armreichweite lag, mit dem Metermaß auf 1 cm, bei höheren Bäumen mit Meßlatten auf 5 cm genau ermittelt. Erfaßt wurden die Gesamthöhe 1979 (1978) und die der Terminaltriebe von 1975 (1976) bis einschließlich 1979 (1978). Insgesamt wurden diese Messungen an ca. 4 600 Pflanzen vorgenommen.
Das Dickenwachstum wurde in Brusthöhe mit Hilfe des Pressler-'schen Zuwachsbohrer bestimmt. Der Brusthöhendurchmesser wurde mit der Kluppe gemessen. Die Auswertung der Bohrkerne erfolgte mit dem Eklund-Meßgerät des Lehrstuhles für Waldwachstumskunde. Die Zuwachsbohrungen mußten wegen der noch geringen Durchmesser des Pflanzenmaterials auf eine Bohrung pro Stamm beschränkt werden. Auch wurden sie in nur geringer, gerade statistische Auswertungen zulassender Anzahl durchgeführt, um größere Beschädigungen und Ausfälle an diesem teueren und wertvollen Zuchtmaterial zu vermeiden.
In diese Untersuchungen wurden nur die 26 Klone des Ruhrgebietes und die 10 Klone aus dem Töginger Bereich einbezogen, da für diese auch nahezu lückenlose Ergebnisse hinsichtlich des Trockenresistenzverhaltens, der Nährelementgehalte und der Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen vorliegen.
Die Ermittlung der Schrumpfung der Stammachse ober- bzw. auch unterhalb der Pfropfstelle ist keine echte Wuchsleistung, sondern eine direkt mit dem Wassergehalt der Pflanze zusammenhängende Größe und deshalb im Abschnitt Wasserhaushalt abgehandelt.

7.3 Wuchsleistungsreaktionen verschieden trockenresistenter Fichtenklone bei unterschiedlicher Wasserversorgung (Ergebnisse)

Die Wuchsleistungsermittlungen beinhalten außer immissionsunbelasteten auch Werte der gleichen Klone von unterschiedlich durch Immissionen beeinflußten Versuchsflächen. Für die Er-

mittlung der Wuchsleistungsreaktionen unterschiedlich trockenresistenter Fichtenklone geben allein die Werte der immissionsunbelasteten Versuchsflächen in Grafrath Aufschluß. Die anderen Versuchsflächen sind in ihrem Wuchs - zusätzlich zum Trockenstress - unterschiedlich - je nach der einwirkenden Art und Stärke - mit Immissionen belastet. Die Wuchsleistungsreaktion dieser Flächen sind deshalb auch für den Abschnitt 8 Immissionsresistenz von Bedeutung.
Die gemessenen Wuchsleistungsgrößen finden sich in den Anlagen 13 (Mittelwerte) und 14 (Einzelwerte).

7.3.1 Höhenwuchs

Die zum Teil signifikanten Wuchsleistungsunterschiede zum Aufnahmezeitpunkt (1978 bzw. 1979) der Versuchsflächen zwischen und auch innerhalb der Klone fordern für eine Vergleichbarkeit der Wuchsleistungsreaktionen auf Wasserhaushaltsschwankungen im Trockenjahr 1976 ein einheitliches Bezugsniveau. Dieses ist jedenfalls gegeben bei der Bewertung der 5jährigen Pfropflinge im Anzuchtquartier von Grafrath, die einheitlich und optimal mit Wasser und Nährelementen versorgt sind. Dies ist aber nicht mehr bei den älteren Pflanzen der Versuchsflächen gegeben, die auf Grund ihrer genetisch bedingten unterschiedlichen Wuchspotenz unter dem Einfluß der Standortsverhältnisse zum Zeitpunkt der Merkmalserhebungen bereits durch klonspezifische Reaktionen auf extreme Umwelteinflüsse - im folgenden am Beispiel des trockenen Sommers 1976 - nicht mehr vergleichbare Wuchsleistungen erbrachten. Auch Wuchsleistungswerte wie die der relativen Wuchsdepression (Trieblänge 1977 dividiert durch Trieblänge 1976) können als geeigneter Vergleichsmaßstab in Frage gestellt werden, z. B. mit dem Argument, von Natur aus kleinere Pflanzen seien wegen eines weniger in die Tiefe reichenden Wurzelwerks bei Trockenheit einer größeren Depression ausgesetzt.
Um ein geeignetes und einheitliches Bezugsniveau zu haben, werden bei der pflanzenreichen Versuchsfläche Burghausen (1700 Pflanzen) die Pflanzen nach ihrer Gesamthöhe im Jahr vor

dem Eintritt des Trockenstresses (also Gesamthöhe 1975) in Höhengruppen eingeteilt. Zu enge Höhenintervalle beschränken dabei statistische Aussagen oder machen sie unmöglich, zu weite stellen die beabsichtigte Vergleichbarkeit wieder in Frage. Intervalle von 50 cm im Höhenwuchs erscheinen deshalb als vertretbar.
Die Ergebnisse dieser Auswertung sind in den Tabellen 19 und 20 aufgeführt.

Tabelle 19: Einteilung der Pflanzen nach Höhengruppen vor Eintritt des Trockenstresses
- Versuchsfläche Burghausen

	Höhengruppe (Anzahl der Pflanzen)						
	1	2	3	4	5	6	
	-100	100-149	150-199	200-249	250-299	300-349	cm
R_b-Gruppe	80	359	128	21	2	1	
N_b-Gruppe	81	239	108	8	4	-	

Für eine statistische Bearbeitung kommen demzufolge nur die Höhengruppen 2 und 3 in Frage.

Tabelle 20: Nach Höhen gruppierte Fichten und deren Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976

a) Höhengruppe 100-149 cm im Jahre 1975

	R_b-Gruppe (n = 347)	N_b-Gruppe (n = 239)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	309	308	n. s.
Trieblänge in cm 1979	56	55	n. s.
1978	62	56	xxx (0 %)
1977	28	31	x (1,64 %)
1976	41	41	n. s.
1975	38	40	n. s.
Trl. 1977 divid. 1976	0,68	0,76	n. s.

b) Höhengruppe 150-199 cm im Jahre 1975

	R_b-Gruppe (n = 119)	N_b-Gruppe (n = 108)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	390	387	n. s.
Trieblänge in cm 1979	68	68	n. s.
1978	72	65	x (0,31 %)
1977	32	39	x (0,10 %)
1976	52	51	n. s.
1975	48	50	n. s.
Trl. 1977 divid. 1976	0,61	0,76	x (3,05 %)

Eine solche Höhengruppierung führt dazu, daß Versuchsflächen mit nur geringen Pflanzenzahlen (z. B. Rheinfelden I + II mit weniger als 200) statistisch nur mehr schlecht bearbeitet werden können (geringe Repräsentation).
Am Beispiel der Versuchsfläche Burghausen zeigt der Vergleich zwischen den Wuchsleistungsergebnissen der ungruppierten und der höhengruppierten Pflanzen eine Übereinstimmung der Höhenwuchsreaktionen.

Es scheint deshalb sinnvoll, das umfangreiche Datenmaterial insgesamt - d. h. ohne Höhengruppierung - in die Auswertungen und Betrachtungen einzubeziehen. Die höhengruppierten Ergebnisse der Versuchsfläche Burghausen werden deshalb mit unter Abschnitt 7.3.1.2.2.1 und Abschnitt 7.4 in die Besprechung aufgenommen.

7.3.1.1 bei guter Wasserversorgung:

7.3.1.1.1 nicht immissionsbelastet: Anzuchtquartier Grafrath

Die 5jährigen Pfropflinge standen im Anzuchtquartier Grafrath und wurden im Frühjahr 1979 für die Austrocknungsversuche verwendet bzw. auf Versuchsflächen ausgebracht. Ein Restposten verblieb für Vergleichsmessungen im Anzuchtquartier. Die Pflanzen waren in diesen 5 Jahren stets gut wasserversorgt, da sie während des Trockenjahres 1976 zusätzlich gegossen wurden.

Tabelle 21: Höhenwuchs bei guter Wasserversorgung (Anzuchtquartier Grafrath)

Klongruppe		R_b-Gruppe (n = 321)	N_b-Gruppe (n = 330)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm	1978	62	63	n. s.
	1977	43	42	(6,19 %)
	1976	33	32	x(2,64 %)
	1975	26	25	x(1,52 %)
(Höhen)trieblänge in cm	1978	19	21	x(0,01 %)
	1977	10	10	n. s.
	1976	7	7	n. s.
relat. Zuwachs in %	1978	30	33	xxx(0 %)
	1977	24	25	n. s.
	1976	22	23	n. s.
Trieblängenverhältnisse	1977:1976	1,51	1,52	n. s.
	(1977+1978):1976	4,24	4,61	x(0,15 %)
	1978:1977	1,90	2,10	xxx(0 %)

Anmerkung: Die Gesamthöhen und Trieblängen sind jeweils auf- bzw. abgerundet; der relative Zuwachs und auch die Trieblängenverhältnisse sind jedoch aus den auf 3 Dezimalen errechneten Größen abgeleitet. Dies gilt für alle - auch erst im folgenden - dargestellten Werte.

Die Ergebnisse der Tabelle 21 zeigen für die vom Wasserhaushalt sehr kritische Phase des Anwachsens der Pfropfreiser auf die Unterlage einen wichtigen Aspekt: Das Höhenwachstum der R_b-Gruppe war dem der N_b-Gruppe in den ersten beiden Jahren weit überlegen.
Dieses Verhältnis kehrt sich jedoch bald um (siehe ältere, unbelastete Versuchsflächen), was an der abnehmenden Signifikanz der Gesamthöhe von 1975 bis 1977 und der bereits 1978 in der Tendenz sich abzeichneten größeren, jedoch noch nicht statistisch sicherbaren Gesamthöhe der N-Klone zu ersehen ist.

Die ermittelten relativen Zuwächse und Trieblängenverhältniswerte verweisen hingegen bereits auf eine Wuchsüberlegenheit der N-Klone, die sich bei älteren Pflanzen - wie im folgenden noch gezeigt wird - noch deutlicher abzeichnet.

7.3.1.2 vor, in und nach natürlichen Trockenperioden (Trockenjahr 1976):

7.3.1.2.1 nicht immissionsbelastet: Erhaltungsfläche Grafrath

Tabelle 22: Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 - Erhaltungsfläche Grafrath

	R_b-Gruppe (n = 44)	N_b-Gruppe (n = 52)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	582	642	x (0,59 %)
Trieblänge in cm 1979	75	78	n. s.
1978	78	86	x (1,16 %)
1977	58	69	x (0,29 %)
1976	57	57	n. s.
1975	60	58	n. s.

Bei der Erhaltungsfläche Grafrath wird die Wuchsüberlegenheit der N_b-Gruppe offensichtlich. Die Trieblängenzunahme nach dem trockenen Sommer 1976 (siehe monatliche Niederschlagsverteilung von 1974 bis 1980 in Anlage 1) ist bei der R_b-Gruppe schwächer. Der geringere Quotient aus dem absoluten Zuwachs 1977 und dem des Jahres 1976 ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1,36 % statistisch abgesichert.

7.3.1.2.2 mit HF (und geringen SO_2)-Immissionen belastet:

7.3.1.2.2.1 Versuchsfläche Burghausen

Tabelle 23: Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 - Versuchsfläche Burghausen

	R_b-Gruppe (n = 565)	N_b-Gruppe (n = 440)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	322	321	n. s.
Trieblänge in cm 1979	58	57	n. s.
1978	64	58	xxx (0 %)
1977	29	33	xxx (0 %)
1976	43	43	x (3,03 %)
1975	39	41	n. s.

Bereits bei geringem Immissionseinfluß (geringe, aber gleichbleibende Schwefeldioxyd- und geringe Fluorwasserstoffbelastung) ändert sich die Wuchsleistung. Die immissionsempfindlichere N_b-Gruppe (siehe Abschnitt 8) ist nunmehr in ihrer Wuchsleistung nicht mehr der R_b-Gruppe überlegen. Nach Jahren normaler Niederschläge (1974 u. 1975) unterscheiden sich N_b- und R_b-Gruppe im Höhenwuchs (1975 u. 1976) nicht mehr in der Weise, wie es auf den unbelasteten Flächen der Fall ist. Trotzdem ist nach dem Trockenjahr 1976 die N_b-Gruppe im Höhenwuchs 1977 der R_b-Gruppe hochsignifikant überlegen.

7.3.1.2.2.2 Versuchsfläche Rheinfelden I

Tabelle 24: Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 - Versuchsfläche Rheinfelden I

	R_b-Klone (n = 60)	N_b-Klone (n = 56)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	187	201	x (3,36 %)
Trieblänge in cm 1979	51	53	n. s.
1978	39	40	n. s.
1977	26	26	n. s.
1976	20	22	n. s.

Die Fläche Rheinfelden I ähnelt der unbelasteten Fläche Grafraths, obwohl nach den Auskünften der zuständigen schweizerischen Forstbehörde eine beständige, aber geringe Schwefeldioxyd-, eine Fluorwasserstoff- und auch eine Chlorbelastung herrschen soll (siehe auch KELLER 1975). Die okulare Schadensbonitierung weist auch einwandfrei auf Immissionseinfluß hin (Anlage 16). Trotz der geringen Sommerniederschläge 1976 ergeben sich keine Unterschiede zwischen der Trieblänge 1977 der R_b- und N_b-Klone. Dies wird wahrscheinlich mit dem nachhaltig frischen Standort (Grundwasseranschluß) zusammenhängen.

7.3.1.2.2.3 Versuchsfläche Rheinfelden II

Tabelle 25: Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 -Versuchsfläche Rheinfelden II

	R_b-Gruppe (n = 57)	N_b-Gruppe (n = 51)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	210	210	n. s.
Trieblänge in cm 1979	56	56	n. s.
1978	42	40	n. s.
1977	16	20	x (4,77 %)
1976	26	26	n. s.

Bei der vom Wasserhaushalt her geringeren Fläche Rheinfelden II bestehen zwischen R_b- und N_b-Gruppe im Höhenwuchs keine Unterschiede, jedoch haben die R_b-Klone 1977 eine größere Wuchsdepression als die N-Klone.

7.3.1.2.3 mit starken SO_2- (und geringen HF)Immissionen belastet:

7.3.1.2.3.1 Versuchsfläche Haltern

Tabelle 26: Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 - Versuchsfläche Haltern

	R_b-Gruppe (n = 230)	N_b-Gruppe (n = 226)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	450	473	x (2,17 %)
Trieblänge in cm 1979	59	62	n. s.
1978	58	61	x (0,81 %)
1977	47	49	n. s.
1976	53	53	n. s.
1975	49	50	n. s.

Bei der wohl am stärksten mit Schwefeldioxyd-Immissionen belasteten Fläche Haltern (Rauchschadenskerngebiet des Ruhrgebietes) hat die N_b-Gruppe zwar eine noch statistisch abgesicherte höhere Wuchsleistung, aber nur eine in der Tendenz gegenüber der R_b-Gruppe bestehende geringere Wuchsdepression 1977.

7.3.1.2.4 mit starken HF- (und geringen SO_2)Immissionen belastet:

7.3.1.2.4.1 Versuchsfläche Töging I

Tabelle 27: Höhenwuchs vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 - Versuchsfläche Töging I

	R_b-Gruppe (n = 67)	N_b-Gruppe (n = 67)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm 1979	566	510	x (3,81 %)
Trieblänge in cm 1979	74	67	x (1,72 %)
1978	78	69	x (0,32 %)
1977	35	35	n. s.
1976	55	51	x (1,07 %)
1975	52	44	n. s.

Die Versuchsfläche Töging I, die erheblich mit Fluor belastet ist, vermittelt ein ganz anderes Bild: Wuchsüberlegenheit der R_b-Gruppe in allen normal mit Niederschlägen versorgten Jahren. Die größere Wuchsdepression der R_b-Gruppe dieses von der Wasserkapazität her geringen Standortes tritt 1977 wieder deutlich zutage, sie ist jedoch nicht signifikant.

7.3.1.3 nach Austrocknungsversuchen

Tabelle 28: Wuchsdepression (Trieblänge 1980 divid. durch Trieblänge 1979) nach den Austrocknungsversuchen

	R_a-Gruppe	N_a-Gruppe	Unterschiede
Filclair-house	0,12	0,28	n. s.
Freiland ohne Wasser	0,08	0,13	(5,91 %)
Freiland mit Wasser	0,17	0,18	n. s.

Die Trieblängen 1980 der regenerierten Pflanzen des Standortes Filclair-house und des Standortes Freiland ohne Wasser können mit den bisherigen Ergebnissen nicht verglichen werden, da die einzelnen Klone einem unterschiedlich langen Trockenstress ausgesetzt waren. Trotzdem fügen sie sich wie auch die wenigen Pflanzen der Versuchsvariante Freiland mit wenig Wasser, die der gleichen Stressdauer unterzogen waren - also mit den Versuchsflächenaufnahmen vergleichbar sind - vollkommen in das bisher gewonnene Bild:
Die trockenresistenten Klone haben im Jahr nach der Trockenheit ein vergleichsweise geringes Höhenwachstum. Statistisch läßt sich das bei dieser Versuchsvariante wegen der relativ wenigen Werte jedoch nicht absichern.

7.3.1.4 nach dem Verpflanzen (sog. Verpflanzungsschock)

7.3.1.4.1 vom Anzuchtquartier in Töpfe (normale Wasserversorgung)

Die im April 1979 vom Anzuchtquartier in 5,8 Liter-Töpfe umgesetzten Pflanzen weisen ausnahmslos einen Verpflanzungsschock auf (Anlage 13 u. 14).
Die Ursache hierfür dürfte in einer - trotz regelmäßiger guter Wasserzufuhr - durch Abstechen von Wurzeln teilweise unterbrochenen Wasseraufnahme liegen. Ein "Topfeffekt" infolge frühzeitiger Erschöpfung der Nährelemente kann in der kurzen Zeit bis zum Trieblängenabschluß nicht eingetreten sein.

Der Verpflanzungsschock der R_a-Gruppe ist signifikant größer als der der N_a-Gruppe (0,89 % Irrtumswahrscheinlichkeit). Während die Trieblänge 1979 der relativ trockenresistenten Klone im Mittel nur 86 % gegenüber der 1978er Trieblänge ausmacht, beträgt sie bei den weniger bzw. nicht trockenresistenten Klonen 93 %.

7.3.1.4.2 vom Anzuchtquartier auf die Kulturfläche (erheblicher Trockenstress)

Tabelle 29: Verpflanzungsschock bei unterbrochener Wasserversorgung

Fläche Steinberg, Forstamt Selb				
		R_b-Gruppe (n = 238)	N_b-Gruppe (n = 264)	Unterschiede
Gesamthöhe in cm	1979	70,8	73,6	n. s.
Trieblänge in cm	1979	8,7	10,4	xxx(0 %)
	1978	18,9	21,2	x(0,01 %)
Trieblänge 1979 div. 1978		0,51	0,53	n. s.

Die auf der Kulturfläche ausgebrachten Ballenpflanzen sind im Gegensatz zu den in Abschnitt 7.3.1.4.1 behandelten eingetopften Versuchspflanzen vom Zeitpunkt des Aushebens an nicht mehr mit Wasser besprüht worden. Sie lagerten eingeschlagen im Schatten - unterbrochen vom Transport von Grafrath ins Forstamt Selb - bis zur Pflanzung auf die Kulturfläche. Während und auch noch bis ca. 14 Tage nach der Pflanzung herrschte eine ausgesprochen trockene Witterung. Die Pflanzen waren also einem erheblichen Trockenstress ausgesetzt.
Die Trieblängenmessungen des 1979er Terminaltriebes ergeben eine deutliche Wuchsüberlegenheit der N_b-Gruppe. Der relative Zuwachs 1979 der N_b-Gruppe aber auch das Verhältnis zwischen der Trieblänge 1979 zu 1978 ist bei ihnen höher. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Höhenwuchsdepressionen nach dem Trockenjahr 1976 auf den Versuchsflächen.
Während diese Depressionen durch die erst nach dem abgeschlossenen Trieblängenwachstum eingetretene Sommertrockenheit im Jahr danach eintritt, wirkt sich die auf der Kulturfläche herrschende Trockenheit vor und während der Trieblängenstreckung bereits im Verpflanzungsjahr deutlich aus.
In beiden Fällen ist die Ursache die Gleiche. Die R_b-Klone schließen ihre Stomata bei geringstem Wasserstress. Damit ist die

Stoffwechsel- und Wachstumsphysiologie beschränkt, die vergleichsweise geringeren Trieblängen eine unmittelbare Folge davon.

7.3.2 Durchmesserwachstum

Tabelle 30: Durchmesserwachstum vor, im und nach dem Trockenjahr 1976 (in mm, $d_{1,3}$)
- Erhaltungsfläche Grafrath (immissionsunbelastet)

	R_b-Gruppe (n = 33)	N_b-Gruppe (n = 49)	Unterschiede
BHD	94	98	n. s.
Jahrringbreite 1979	3,73	4,06	n. s.
1978	4,19	4,29	n. s.
1977	4,01	4,54	n. s.
1976	3,83	3,97	n. s.
1975	5,04	5,44	n. s.

Bei allen Klonen zeigt sich eine deutliche Wuchsdepression bereits im Trockenjahr. Bei der R_b-Gruppe ist sie im Mittel geringer, wirkt aber länger nach. 1979 sind bei beiden Resistenzgruppen die Jahrringbreiten des Jahres 1975 noch nicht wieder erreicht.

Im Durchmesserwachstum führt demnach anhaltende Trockenheit zu länger nachwirkenden Ertragseinbußen als beim Höhenwachstum.

Signifikante Unterschiede zwischen R_b- und N_b-Gruppe haben sich - wie nicht erwartet worden ist - nicht ergeben.

7.4 Besprechung der Ergebnisse

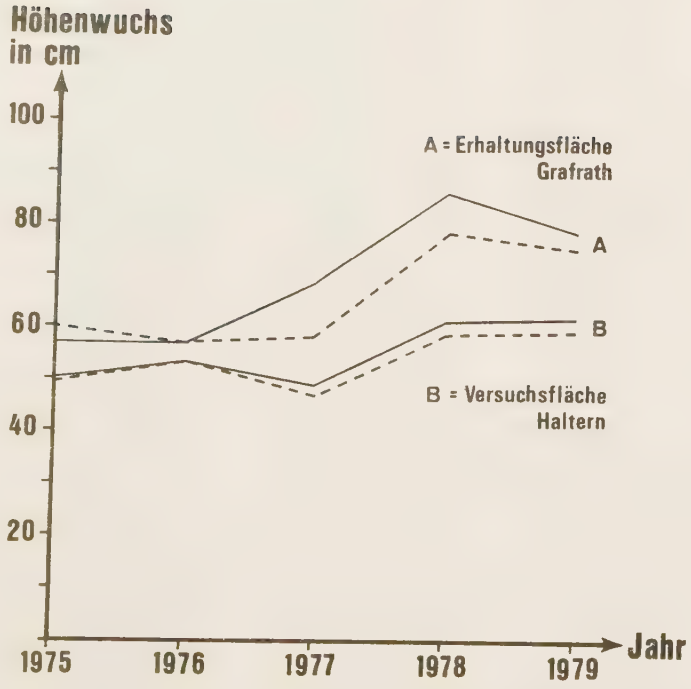
Die Wuchsdepression im Trockenjahr 1976 (Durchmesserwachstum) und in den Jahren danach (Durchmesser- und Höhenwachstum) geben Zeugnis von einer geringeren Stoffproduktion, also einer geringeren Assimilationsleistung. Eine große Anzahl von Autoren

hat auf diese Ertragseinbußen bei und nach Eintritt von Trockenheit hingewiesen. Als erste haben experimentell die Herabsetzung der Photosynthese bei Dürre KOURSSANOW et. al. (1933) bei der Zuckerrübe nachgewiesen. Später wurden diese Ergebnisse von KRAFT (1944) und STOCKER (1948) und vielen anderen Autoren bei verschiedenen Pflanzenarten bestätigt.

Die Ursache hierfür liegt in dem bei Trockenheit nach Überschreiten eines bestimmten Wassersättigungsdefizites (OPPENHEIMER 1962; MAIER-MAERCKER 1979) in der Pflanze in Kraft tretenden hydroaktiven Spaltöffnungsmechanismus, der zu einer Verminderung bzw. Einschränkung der Transpiration und damit auch der Assimilation führt. Die Pflanze schützt sich durch diese Schließbewegung vor weiterer Austrocknung, Wasser kann nurmehr beschränkt entweichen, Kohlendioxyd für die Stoffproduktion - desgleichen aber auch Schadstoffe - auch nicht mehr oder nur beschränkt aufgenommen werden. Zwangsläufig wächst die Pflanze weniger oder hört im Wachstum gar auf, was sich zunächst in einem verminderten oder gar nicht vorhandenen sekundären Dickenwachstum im Trockenjahr selbst zeigt.
Das Trieblängenwachstum wird hingegen meist erst im Jahr nach der Trockenheit beeinflußt (KREEB 1957; KRAMER 1963; GATES 1964; ORLOV et. al. 1974; RICHTER 1974; BECKER 1977; u. a.), da bei Eintritt der Trockenheit im Frühjahr noch genügend winterliche Bodenfrische vorhanden ist, die für die Triebstreckung im Trockenjahr selbst ausreicht.

Die Höhenwuchsdepression nach dem trockenen Sommer 1976 auf den schlecht mit Wasser versorgten Standorten Grafrath, Töging I, Burghausen und Haltern verdeutlicht Abbildung 16. In allen Fällen - unbelastet oder stark mit Immissionen belastet, geringere oder höhere Wuchsleistung - reagiert die R_b-Gruppe auf Trockenstress mit einer höheren Höhenwuchsdepression.

Wie bekannt, werden Nadelanzahl und Trieblänge des nächsten Jahres bereits im Sommer vorher in den Knospen festgelegt (ZAHNER 1968; RICHTER 1974). Der Trockenstress und die damit verbundene geringere Assimilationsleistung und auch geringere



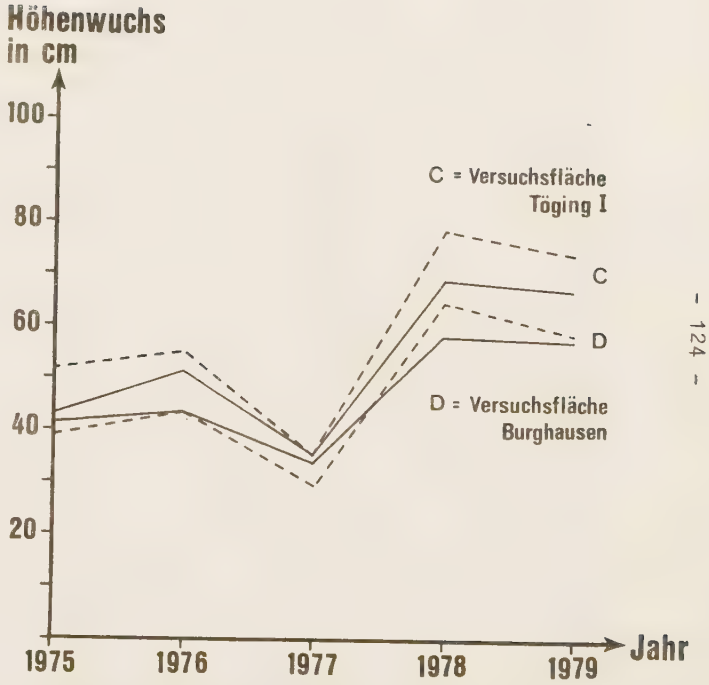


Abbildung 16: Jährlicher Höhenzuwuchs relativ trockenresistenter (Signatur -----; R_b-Gruppe; Mittel der Pflanzen der 12 besten Klone) und relativ empfindlicher (Signatur———; Mittel der Pflanzen der 12 schlechtesten Klone) Fichtenklone vor, im und nach dem Trockenjahr 1976.
Alter (in Jahren) der Versuchsflächen im Jahre 1975: Grafrath 16; Haltern 9; Töging I 14; Burghausen 6.

Reservestoffbildung (RUTTER 1957; KRÜGER 1967; BORN et. al. 1978) induziert also das Trieblängenwachstum des Folgejahres in die Knospe.

Immissionseinfluß hat ähnliche Wuchsreaktionen wie Trockenheit zur Folge. Nach Untersuchungen von JENSEN (1979) sind niedrige Begasungskonzentrationen ohne Einfluß auf das Wachstum. PELZ (1962), PELZ und MATERNA (1964) und ZIEGLER (1975) weisen bei geringen Dosierungen eine Förderung des Wuchses nach, was jedoch von KELLER (1978) zumindest für Koniferen als unzutreffend bezeichnet wird. Sehr unterschiedliche Reaktionen auf geringe Schwefeldioxydbegasung erzielen GARSED et. al. (1979). Während sie bei Pinus silvestris signifikante Wachstumsreduzierungen feststellen, wird bei Acer pseudoplatanus und Quercus robur eine Stimulation des Höhenzuwachses festgestellt. Zweifelsohne wird bei höheren Schadstoffmengen die Wuchsleistung deutlich gehemmt (WIELER 1905; KOCH 1957; KELLER und MUELLER 1958).

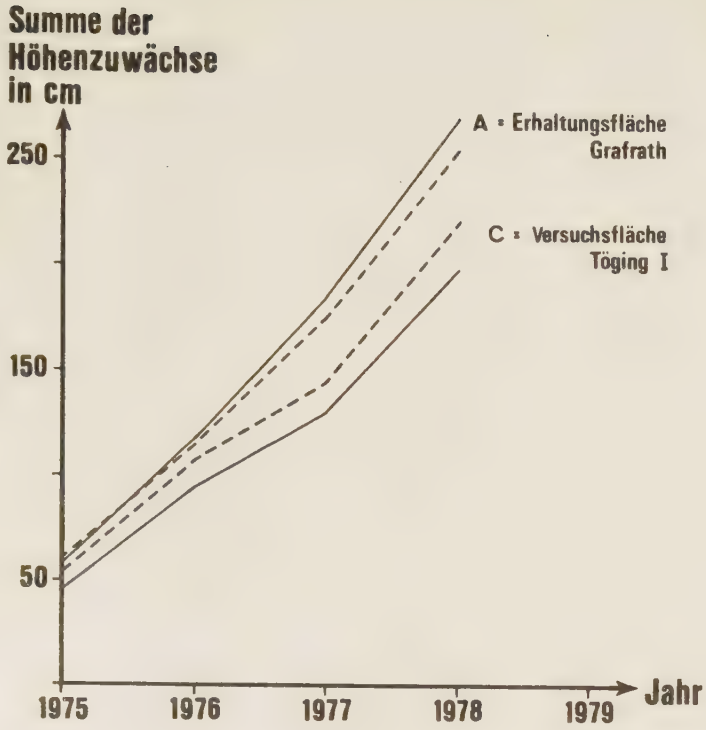
Auf gut wasserversorgten und immissionsunbelasteten Standorten haben die relativ trockenresistenten Klone der R_b-Gruppe insgesamt eine geringere - signifikante - Höhenwuchsleistung als die weniger oder nicht resistente Klongruppe N_b, jedoch finden sich unter diesen gruppierten R_b-Klonen einzelne, die eine auffallend hohe Wuchsleistung aufweisen. Zum Beispiel der Klon R 14, dessen Resistenz, wie gezeigt wurde, nicht auf einer geringeren Transpirationsrate beruht, sondern vermutlich auf anderen, das Plasma vor Austrocknung schützenden Zustandsgrößen (drought tolerance).

Aber auch innerhalb der gering transpirierenden Resistenzklone bestehen erhebliche Unterschiede in der Wuchsleistung. Die Wüchsigen sind für die Züchtung und Ausbringung in die forstliche Praxis besonders interessant, da deren Produktivität der Transpiration (KOCH 1957) sie befähigt, auch auf gering wasserversorgten Standorten vergleichsweise viel Biomasse zu erzeugen.

Wie läßt sich diese unterschiedliche Höhenwuchsleistung erklären?
Trockenresistente Pflanzen reagieren - wie gezeigt wurde- empfindlicher, d. h. früher auf Trockenstress mit der Schließung der Stomata (Abschnitt 6.3.3.3), folglich haben sie im Trockenjahr eine geringere Assimilationsleistung und damit geringere Reservestoffbildung, was zu vergleichsweise geringerem Trieblängenwachstum im Folgejahr führt.
Die äußerst empfindliche Stomatareaktion, die auch unter optimalen Wasserverhältnissen z. B. an Strahlungstagen um die Mittagszeit zu Spaltenschluß führt, also schon bei der geringsten Bilanzverschlechterung des Wasserhaushaltes eintritt, kann der Grund für die ermittelte geringere Wuchsleistung der R_b-Gruppe sein. Ob der empfindlichere Stomataschluß die einzige Ursache für die geringere Wuchsleistung ist, oder ob auch andere, genetisch bedingte Faktoren mit eine Rolle spielen, läßt sich schwer beweisen.
Die unterschiedlichen Höhenwuchsleistungen der Klongruppen sind aus Abbildung 17 ersichtlich, in der die jährlichen Höhenzuwächse von 1975 bis 1979 aufsummiert sind.

Zahlreiche Autoren (PELZ 1962; PELZ und MATERNA 1964; BÖRTITZ und VOGL 1969) weisen auf eine "geringere physiologische Aktivität" immissionsresistenter Pflanzen hin. Ob diese jedoch auf eine empfindlichere Stomatareaktion zurückzuführen ist, ist diesen Arbeiten nicht zu entnehmen.

Die Wuchsleistungsergebnisse der Versuchsfläche Rheinfelden I lassen insbesondere mit dem Vergleich der Ergebnisse der Fläche Rheinfelden II jedoch noch eine andere Erklärung zu. Die Unterschiede in den durch Immissionen entstandenen Schadstufen zwischen R_b- und N_b-Klonen sind auf der Fläche Rheinfelden I nicht mehr so deutlich, wie auf der von Rheinfelden II und den anderen Flächen. Auch ist das Schädigungsausmaß insgesamt bei Rheinfelden I größer als auf der hinsichtlich des Immissionseinflusses vergleichbaren Fläche Rheinfelden II. Wegen des bei beiden Flächen gleichzusetzenden Immissionseinflusses müssen diese Unterschiede demnach mit dem Wasserhaushalt



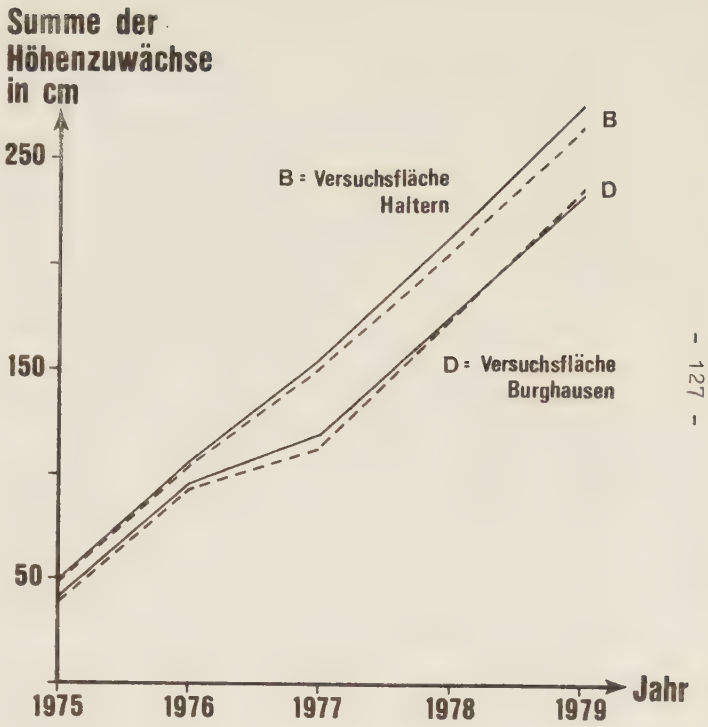


Abbildung 17: Aufsummierte Höhenzuwächse von 1975 bis 1979 relativ trockenresistenter (Signatur -----; R_b-Gruppe) und relativ empfindlicher (Signatur———; N_b-Gruppe) Fichtenklone.

zusammenhängen. Bei Fläche Rheinfelden I könnte die nachhaltige Bodenfrische und die Schattenlage (Einbettung der Fläche in einen fast geschlossenen Altholzkomplex) zu - auch bei sommerlichen Lufttemperaturen und relativ geringen Luftfeuchten - geringeren Wassersättigungsdefiziten führen und damit zu weitaus geringeren Schließzeiten der Spaltöffnungen auch insbesondere der R-Klone. Dies wäre eine Erklärung für die etwas geringeren Schadstufenunterschiede zwischen R_b- und N_b-Klonen und das allgemein größere Schädigungsausmaß der Fläche Rheinfelden I gegenüber Rheinfelden II.

Die Untersuchungsergebnisse von ROHMEDER und SCHÖNBORN (1965), die auf höhere Immissionsschäden bei hoher Luftfeuchte hinweisen wären hierfür ein Beweis. Für diese Hypothese sprechen auch die Wuchsleistungsunterschiede zwischen R_b- und N_b-Klonen der Fläche Rheinfelden II (Standort mäßig frisch), auf der die R_b-Gruppe - wegen der geringeren Schadstoffaufnahme durch vermutlich häufigen Stomataschluß - die gleiche Gesamtwuchsleistung wie die N_b-Gruppe aufweist. Auf einen noch anderen genetischen Einfluß sprechen aber die Wuchsleistungen der Fläche Rheinfelden I, auf der der auf den mäßig wasserversorgten anderen Versuchsflächen beobachtete Wuchsunterschied zwischen R_b- und N_b-Klonen erhalten bleibt. Der empfindlichere Spaltenschluß kann demnach nicht die alleinige Erklärung für die geringere Wuchsleistung geben.

Der in Abschnitt 7.3.1.4 sowohl durch Umtopfen bei guter Wasserversorgung wie auch beim Auspflanzen auf die Kulturfläche entstehende sogenannte Verpflanzungsschock ist seit langem bekannt (CIESLAR 1907; BÜHLER 1922; SLATYER 1957; MULLIN 1963; v. LÜPKE 1973; GARRETT 1973; BOYER 1976; u. a.). Durch den Standortwechsel einer Pflanze wird der Wasserhaushalt vorübergehend gestört.

Die höhere Wuchsdepression der R_b-Gruppe dürfte an ihrem spontanen Schluß der Stomata bei geringem Wassersättigungsdefizit liegen. Dies führt zu einer Einschränkung der Nettophotosynthese, wie sie schon beschrieben

wurde. Geringere Triebstreckung ist die Folge. Den N_b-Klonen kommt die erst bei hohem Wassermangel eintretende Schließbewegung der Stomata hier zugute. Sie transpirieren und assimilieren noch lange weiter, was zu einer besseren Trieblängenausbildung führt. v. LÜPKE (1979) hat dies bei verpflanzten Fichten beweisen können. Er fand eine sehr enge Korrelation zwischen Transpirationsrate und Höhenwuchs. Stärker transpirierende Pflanzen wiesen eine bessere Trieblängenbildung nach dem Verpflanzen auf.

Welches Risiko damit verbunden ist, zeigen die Austrocknungsversuche, in denen die stark transpirierenden Pflanzen bei letalem Trockenstress zuerst absterben.
Die geringere Wuchsdepression nach dem Verpflanzen kann aber auch mit auf eine leichtere Aufnahme vorübergehend angebotenen Wassers durch die N_b-Klone zurückzuführen sein. Durch ihren unverhältnismäßigen Anstieg des Wasserpotentials bei fortgeschrittener Trockenheit ist deren Saugwirkung viel größer als die der R_b-Klone, die ihre Stomata geschlossen haben. Die in der Literatur (MENGEL 1979) beschriebene bessere Wasseraufnahme kaliumreicher Pflanzen wird vermutlich bei fortgeschrittenen Trockenstress von den hohen Saugspannungen der geringer mit Kalium versorgten Pflanzen wettgemacht, ja sogar übertroffen. Auch SCHMIDT-VOGT (1976) deutet dies an, indem er in der Höhe der Xylem-Saugspannung die eigentliche Antriebsfeder für die Wasseraufnahme durch die Wurzel sieht. Danach führen höhere Saugspannungswerte zu einer besseren Wasseraufnahme bei ungünstigeren Bodenfeuchtigkeitsverhältnissen.
Den Beweis hierfür erbringt die Auswertung zweier aus den Austrocknungsversuchen herausgenommener Pflanzenreihen, die bei einem extremen Sturm durch seitlich einpeitschendes Regenwasser eine einmalige Wasserzufuhr erhielten. Dieses Wasser stand den Pflanzen durch die hohen Sommertemperaturen nur kurzfristig zur Verfügung, schon deshalb, weil es in den ausgetrockneten Töpfen schnell ablief. Die vergleichsweise höhere Überlebensrate der N_b-Klone in diesen beiden Pflanzenreihen kann als untrügliches Zeichen dafür gewertet werden, daß die N_b-Klone aufgrund ihrer entweder noch geöffneten Stomata oder ihrer sehr

hohen Saugspannungen oder dank beider Eigenschaften einen Teil des Wassers aufnehmen konnten, solange er nicht abgelaufen bzw. wieder verdunstet war. Die R_b-Klone haben durch ihre geschlossenen Spaltöffnungen und geringeren Saugspannungen auf dieses nur kurzfristig angebotene Wasser nicht so schnell reagieren können. Sie scheinen nach einem Trockenstress "physiologisch träger" zu sein als die N_b-Klone. Vergleichbare Reaktionen haben KÜNSTLE und ULLRICH (1976) bei Pinus silvestris und Pinus nigra gefunden. Demnach könnten die N_b-Klone mit der Schwarzkiefer verglichen werden. Die Schwarzkiefer litt unter Trockenstress nicht so wie die Gemeine Kiefer, reagierte aber auf einen nach längerem Trockenstress einsetzenden Regen in der Tagesphotosynthese wesentlich weniger als die Gemeine Kiefer.

Im Hinblick auf das niedrige Wasserpotential der R_b-Klone scheinen die Untersuchungsergebnisse von RUETZ (1976) in Widerspruch zu stehen. Die von ihm nachgewiesene höhere Trieblänge war mit geringerem Xylem-Wasserpotentialwerten korreliert. Dieses Ergebnis läßt sich jedoch auf den gleichen Nenner bringen, wenn man unterstellt, daß durch - nach der Feststellung der Wasserpotentialwerte - die Verpflanzung, die Pflanzen mit hohen Wasserpotentialwerten ihre Transpiration vergleichsweise stärker einschränkten als die mit geringeren Werten und dadurch eine geringere Trieblänge ausbildeten. Da die verwendeten Pflanzen der gleichen Herkunft angehörten, sind große Reaktionsunterschiede, wie sie zwischen R_b- und N_b-Klonen bestehen, hier nicht anzunehmen. Weiterhin ist bekannt, daß Fichten beim Auspflanzen mit einer Reduktion der Transpiration reagieren (v. LÜPKE 1973; HAVRANEK 1975; GROSS 1980).

Vergleichsweise geringe Höhentriebzuwächse nach dem Verpflanzen treten nicht nur bei durch fortschreitenden Trockenstress vorkommender erheblicher Transpirationseinschränkung von normalen Fichten auf, sondern auch bei den auf geringste Wasserdefizite durch äußerst empfindliche Schließbewegungen reagierenden trockenresistenten Fichten. Auf ein ähnlich schlechtes Abschneiden trockenresistenter Lärchen wiesen TRANQUILLINI und UNTERHOLZNER (1968).

Bei immissionsbelasteten Flächen liegen die Wuchsleistungsverhältnisse anders: Während sich bei den mit Fluor belasteten Versuchsflächen Burghausen und Rheinfelden II keine Unterschiede im Höhenwuchs zwischen den beiden Gruppen ergeben, haben die R_b-Klone bei der noch stärker mit Fluor belasteten Versuchsfläche Töging I eine deutlich bessere Höhenwuchsleistung. Die erhebliche Immissionsbelastung führt bei den N_b-Klonen zu einer zumindest stärkeren Trieblängenreduktion als bei den R_b-Klonen. Demnach nähern sich mit zunehmender Immissionsbelastung die trockenresistenten Klone in ihrer Wuchsleistung den N_b-Klonen. Bei starker Belastung übertreffen sie sogar die Wuchsleistung der N_b-Klone (vgl. auch PELZ und MATERNA 1964).

Bei der Versuchsfläche Haltern ist trotz der außerordentlich großen SO_2- (und geringen HF-)Belastung noch eine statistisch abgesicherte höhere Wuchsleistung der N_b-Gruppe gegeben. Sie ist aber relativ geringer (4,86 %) als bei der unbelasteten Erhaltungsfläche Grafrath (9,35 %). Dies weist auf eine wesentlich geringere Beeinflussung des Pflanzenwachstums durch Schwefeldioxyd als durch Fluor hin.

Bei dem durch die Trockenheit beeinflußten Durchmesserwachstum lassen sich anhand der durchgeführten Zuwachsbohrungen die eigentlich erwarteten Unterschiede zwischen R_b- und N_b-Klonen nicht erkennen. Ob die R_b-Klone tatsächlich im Trockenjahr eine relativ geringere Durchmessereinbuße gegenüber dem Jahr 1975 als die N_b-Klone aufweisen, muß wegen fehlender Signifikanz der Werte offenbleiben. Dies dürfte eine Folge der geringen Anzahl der Zuwachsbohrungen sein. Es ist deshalb nicht möglich, die durch die noch relativ geringen Brusthöhendurchmesser der Probebäume nicht immer direkt die Stammachse treffenden Bohrungen entstehenden Streuungen zu verkleinern.
Sicherere Aussagen können gewonnen werden, wenn an einer größeren Zahl von Bäumen Probebohrungen durchgeführt werden. Dies ist auf der Fläche Grafrath nicht möglich. Es müßte gegewartet werden bis die Bäume größere Stammdurchmesser aufweisen, um dann die Streuungen durch zwei aufeinander senkrecht-

stehende Bohrungen zu verringern. Aber damit ist ebenfalls noch nicht gesagt, ob eine sichere statistische Aussage möglich ist, da trotz einer engen Beziehung zwischen Durchmesser und Höhe sich alle Veränderungen der Umweltverhältnisse auf die Durchmesserentwicklung sehr viel stärker auswirken als auf das Höhenwachstum (MITSCHERLICH 1970). Der Nachweis genetisch bedingter Klonunterschiede erfordert daher beim Durchmesser erheblich umfangreichere Messungen als bei der Höhe. In dem Entwicklungsstadium der in die Untersuchungen einbezogenen Versuchsflächen (bis Ende der Dickungsphase) ist nach GÄRTNER (1980) der Höhenwuchs das aussagefähigste Merkmal, das gesicherte Rückschlüsse auf die zukünftige Leistung einer Herkunft (Klon) erlaubt. GÄRTNER meint, daß bereits am Ende der Anzuchtphase im Pflanzgarten mit großer Zuverlässigkeit auf die Höhe im späteren Alter geschlossen werden kann, da in der Jungwuchsphase der genetische Einfluß bei der Höhe sehr viel stärker als beim Durchmesser hervortritt. Die zuverlässigsten Wuchsleistungsunterschiede zwischen den einzelnen Klonen würden Gaswechselmessungen ergeben, anhand derer die Nettophotosynthese unter den verschiedensten Wasserhaushaltsituationen ermittelt werden könnte.

7.5 Zusammenfassung

Auf Standorten mit geringer Wasserkapazität des Bodens treten als Folge des extrem trockenen Sommers 1976 unterschiedliche Wuchseinbußen auf. Auf nachhaltig frischen Standorten sind diese Depressionen nicht zu beobachten, das gilt auch für Pflanzen die während der Trockenperiode künstlich mit Wasser versorgt wurden. Die Messungen der Wuchsreaktionen auf den verschiedenen Versuchsflächen, zum Teil aber auch nach den Austrocknungsversuchen ergeben folgende zusammengefaßte Ergebnisse:

Höhenwachstum

- Die R_b-Klone haben nach dem Aufpfropfen auf die Unterlage in den ersten (zwei) Jahren ein größeres Höhenwachstum.
- Dieser anfängliche Wuchsvorteil kehrt sich - vermutlich nach Stabilisierung des Wasserhaushalts und des Nährelementtransportes nach der Pfropfung - bereits nach wenigen Jahren um. Dann weisen R_b-Klone einen deutlich geringeren Höhenwuchs auf.
- Nach Trockenperioden haben - infolge des empfindlicher reagierenden Spaltöffnungsmechanismus - die R_b-Klone einen geringeren relativen Höhenzuwachs.
- Der Verpflanzungsschock ist bei den R_b-Klonen größer als bei den N_b-Klonen.

Bei Immissionseinfluß ändern sich die Wuchsleistungsverhältnisse. R_b-Klone holen mit zunehmenden Immissionseinfluß die N_b-Klone im Höhenwuchs auf und übertreffen diese sogar. Ähnlich verhält es sich mit der Wuchsdepression nach Trockenjahren. Mit zunehmenden Immissionseinfluß verschwinden diese Unterschiede.

Durchmesserwachstum

R_b- und N_b-Klone haben bereits im Trockenjahr ein deutlich reduziertes Dickenwachstum. Bei R_b-Klonen ist die Wuchsdepression im Dickenwachstum geringer. Bei beiden Klongruppen hält diese Depression noch in den Folgejahren an.

8 Die Immissionshärte

8.1 Begriffsdefinition

Unter Immissionen wird im biologisch-pathologischem Sinne das schädigende Wirksamwerden von Luftverunreinigungen (Emissionen) auf Organismen verstanden (SCHWERDTFEGER 1970). Im technischen und juristischen Sinne ist der Begriff der Immission weitergefaßt. Das Bundesimmissionsschutzgesetz vom 15. 3. 1974 definiert: "Immissionen im Sinne des Gesetzes sind auf Menschen, sowie Tiere, Pflanzen oder andere Sachen einwirkende Luftverunreinigungen, Geräusche, Erschütterungen, Licht, Wärme, Strahlen und ähnliche Umwelteinwirkungen".

Als Immissionshärte (= Immissionsresistenz) wird in der vorliegenden Arbeit im wesentlichen die Widerstandskraft von Pflanzen gegen schädigende Luftverunreinigungen verstanden.

Eine absolute Immissionshärte gibt es nicht, da Immissionen den pflanzlichen Stoffwechsel durch Vergiftungen mehr oder minder beeinträchtigen oder gar zum Stillstand bringen. Der im folgenden verwendete Begriff der Immissionshärte ist deshalb im Sinne einer relativen Resistenz zu verstehen.

Die Ursachen der Immissionsresistenz sind im wesentlichen genetisch bedingt. Sie werden aber auch durch Umwelteinflüsse modifiziert. Genetisch fixierte Resistenz kann nach VOGL, BÖRTITZ und POLSTER (1965) und nach BRAUN (1977) durch morphologisch-anatomische und reflektorische (physiologische) pflanzenspezifische Eigenschaften und durch eine höhere Schadstoffverträglichkeit und Regenerationsfähigkeit der Assimilationsorgane von Pflanzen zustande kommen. VOGL, BÖRTITZ und POLSTER (1965) untergliedern sie auch in eine Resistenz gegen die Schadstoffaufnahme und eine Resistenz, die in der Schadstoffverträglichkeit der Pflanze begründet liegt.

8.2 Literaturhinweise

In mehreren Abhandlungen sind bereits umfassende Literaturüberblicke über Ursachen und Kriterien der Immissionsresistenz bei Pflanzen gegeben worden.
Eine Auswertung der bestehenden Literatur würde deshalb zu unvermeidlichen Wiederholungen mit Literaturüberblicken anderer Autoren führen. Es wird deshalb nur auf zusammenfassende Literaturübersichten von GARBER (1967), BERGE (1970), dem Commonwealth Forestry Bureau Oxford (1970) und einer umfassenden Literaturauswertung von BRAUN (1977) verwiesen.
Die eigenen Untersuchungen berührende bemerkenswerte Forschungsergebnisse werden in den folgenden Abschnitten erwähnt bzw. diskutiert.

8.3 Methode

Ziel der Untersuchungsmethoden war es, die hinsichtlich ihrer Trockenresistenz untersuchten Fichtenklone auch in ihrem Verhalten gegenüber Immissionen zu testen.

8.3.1 Immissionshärtetests

8.3.1.1 Freilandbegasung (Versuchsflächenauswertung)

Die zahlreichen in Immissionsgebieten liegenden Versuchsflächen erlaubten umfangreiche und statistisch gut absicherbare Untersuchungen hinsichtlich der Feststellung der Schadstoffaufnahme und der Schadstoffverträglichkeit. Tabelle 1 zeigt die in die Untersuchungen einbezogenen Versuchsflächen. Da in dieser Arbeit auch die Untersuchung anderer als der auf den Versuchsflächen ausgebrachter Klone vorgenommen werden sollte, mußten zusätzliche Begasungstests im Labor und unter Freilandbedingungen mit diesen Klonen durchgeführt werden.

8.3.1.2 Freilandbegasung ausgebrachter Topfpflanzen

Zu den in Bayern am stärksten mit Immissionen belasteten Gebieten zählt Nordostoberfranken, das Gebiet zwischen Hof und

Arzberg. Dort wurden 4jährige eingetopfte Stecklinge von zahlreichen Klonen ausgebracht. Aufstellungsort war ein zur stärksten Emissionsquelle (Kohlekraftwerk in der CSSR) exponierter Osthang am Steinberg im Forstamt Selb. Die Pflanzen standen dort vom 17.7. bis 12.10.1980. Kontrollpflanzen waren gleichbehandelte Pflanzen, Standort Forstlicher Versuchsgarten Grafrath.

8.3.1.3 Begasung eingetopfter Stecklinge in der Laborkammer

BÖRTITZ und VOGL (1965) entwickelten einen Schnelltest zur Erkennung relativ immissionsresistenter Individien. Auf diesen Ergebnissen aufbauend hat BRAUN (1976) am Lehrstuhl zwei Begasungskammern konstruiert, mit deren Hilfe er die wesentlichen Kriterien für die Ursachen der Immissionsresistenz der Fichte bestimmte. In seiner Arbeit beschreibt BRAUN eingehend die Versuchsanordnung und Durchführung. Analog dazu wurden am 26/27. August 1980 in diesen Kammern zahlreiche eingetopfte Stecklinge mit Schwefeldioxyd 20 Stunden lang begast.

Die Begasung fand unter folgenden Bedingungen statt:

SO_2-Konzentration ca. 60 ppm, jeweils zu Beginn der Einwaage.
Klimabedingungen: Luftdruck 980 mm Hg
Lufttemperatur 25 °C
relative Luftfeuchte 80-90/85 %
und Dauerbeleuchtung.

Wegen der durch die Absorption eintretenden Absenkung der SO_2-Konzentration wurde nach 6 und nach 12 Stunden jeweils eine weitere Dosis Na_2SO_3+conc. H_2SO_4 zugegeben.

8.3.2 Ermittlung der Immissionshärte

8.3.2.1 Chemische Schadstoffanalyse

Bei der Probenahme des Nadelmaterials wurden standardisierende Faktoren beachtet (v. SCHÖNBORN et. al. 1977; STEPHAN 1971; KNABE 1976). Das Pflanzenmaterial wurde auf den Versuchsflächen während der Vegetationsruhe an klonspezifisch typischen Bäumen gleicher sozialer Stellung (Baumhöhe) entnommen. Es

wurde darauf geachtet, daß die Entnahmestelle am Baum (oberes Kronendrittel) in etwa gleicher Entfernung zum Emittenten stand.
Die Schwefelgehaltsbestimmung erfolgte für das Pflanzenmaterial der Versuchsflächen am Bayerischen Landesamt für Umweltschutz mit dem Sequenzröntgenspektrometer (Röntgenlinie K alpha, Meßzeit 20 Sekunden, 3-fach Messung pro Probe), für das nur spärliche Pflanzenmaterial der kleinen Stecklinge aus dem Begasungsversuch und den im Freiland ausgebrachten Topfpflanzen mit einem erst später zur Verfügung stehenden lehrstuhleigenen Schwefelanalysenautomaten (Marke LECO SC 32). Dieses Gerät liefert hinreichend genaue Analysen auch mit nur wenig Probematerial. Ein Ergebnisvergleich der beiden unterschiedlichen Analysenmethoden ist in Anlage 15.3 wiedergegeben. Eine statistische Gegenüberstellung ergab keine signifikanten Unterschiede. Die Werte der beiden Verfahren sind sehr straff korreliert.($r = 0,95$; $n = 21$; $P = 0,001$ %).
Die Fluorgehaltsbestimmung wurde mit dem gängigen Verfahren der ionensensitiven Fluorelektrode durchgeführt.

8.3.2.2 Okulare Schadensbonitierung (Versuchsflächenauswertung)

Versuchsflächen, die starken Immissionen oder hohen Konzentrationen aggressiver Gase (z. B. Fluorwasserstoff) ausgesetzt sind, eignen sich für eine Schadbonitierung nur bedingt, da häufig alle ausgebrachten Klone mehr oder minder ausgeprägte Baum- oder Nadelschädigungen aufweisen (akute Schadensmerkmale). Klonspezifische Unterschiede sind dann nur schwer objektivierbar. Versuchsflächen mit länger andauernden Einwirkungen niedrigerer Schadgaskonzentrationen oder weniger aggressiven Gasen (Schwefeldioxyd) lassen dagegen auftretende chronische Schadensmerkmale besser bonitieren. Eingehende Beschreibungen über optisch erkennbare Schädigungen der einzelnen Schadstoffe finden sich bei BREDEMANN (1956), PELZ, TEMMLOVA u. TESAŘ (1966), GARBER (1967), van HAUT und STRATMANN (1967 u. 1970), TRESHOW and PACK (1970), BARRETT und BENEDICT (1970) und HALBWACHS (1971).
Die Kenntnis dieser Schadsymptome ist besonders wichtig, da

Chlorosen, Nekrosen, Nadelabfälle und abgestorbene Bäume auch durch andere Einwirkungen wie Frost, Hitze, Trockenheit, Nährstoffmangel, tierische und pflanzliche Krankheiten u. a. zustandekommen können. Es bedurfte deshalb besonderer Sorgfalt, Schadsymptome einer Immissionswirkung zuzuweisen.
Als Bonitierungsschlüssel wurde verwendet:

Schadensstufe:

0 = ohne Schaden

1 = leichter Schaden; Nadelverluste gering; mindestens vier Nadeljahrgänge im Kronenbereich mehr oder minder vollständig vorhanden.

2 = mittlerer Schaden; Nadelverluste mittel.

3 = großer Schaden; große Nadelverluste; nur mehr ein bis zwei Nadeljahrgänge im Kronenbereich vorhanden.
Anmerkung: TESAŘ und TEMLOVA (1971) geben eine Benadelung von 60 - 70 % als eine kritische Grenze an, von der an - bei Immissionsbelastung - eine Fichte zum Absterben gelangt.

4 = absterbend (bzw. abgestorben); der sichere Nachweis für das immissionsbedingte Absterben war nur im Jahr des Absterbens zu erbringen. Bereits abgestorbene Individien mußten wegen anderer möglicher Schadursachen (Trockenheit, Hallimasch u. a.) von der Einbeziehung in die Bonitierung ausgeschlossen werden.

Feinere Abstufungen waren nicht genügend sicher abzuschätzen.

Die aus dieser Bonitierung sich ergebende klonspezifische Schadensstufe stellt zumindest einen groben Gradmesser der relativen Resistenz dar und erlaubt, eine Wertung bzw. Reihung der Klone vorzunehmen.

8.4 Ergebnisse

8.4.1 Resistenz gegen die Schadstoffaufnahme

8.4.1.1 Einwirkende und analysierte Schadstoffe

Aus den Monats- und Jahresberichten des Bayer. Landesamtes für Umweltschutz sind die auf die bayerischen Versuchsflächen einwirkenden wichtigsten Schadgase bekannt. Die Kenntnis der auf

die außerbayerischen Flächen einwirkenden Immissionen stützt sich auf Aussagen der zuständigen Forstverwaltungen bzw. auf die Industrie der nahen und auch weiteren Umgebung (Ferntransport). Den Hauptanteil der Immissionen bilden Schwefel- und Fluorverbindungen. Sie sind auch mittels chemischer Nadelanalyse am einfachsten nachzuweisen und zu bestimmen. In der Anlage 15 sind die ermittelten Schadstoffgehalte der auf Immissionsresistenz hin untersuchten Klone wiedergegeben. Die Untersuchungen wurden im wesentlichen auf den Gehalt an Schwefel beschränkt, da mit den zur Verfügung stehenden Analysenautomaten auf einfache Weise, schnell und mit großer Genauigkeit Ergebnisse erzielt werden konnten.

8.4.1.2 Zusammenhänge zwischen zwei im Nadelmaterial vorkommenden Schadstoffen

Der Beschränkung der Analysen auf die relativ einfache Feststellung der Schwefelwerte kam das Ergebnis zu Hilfe, daß beim Vorliegen verschiedener Schadgaskomponenten eine deutliche Korrelation zwischen den nachgewiesenen Schadelementen besteht (siehe Abbildung 18).

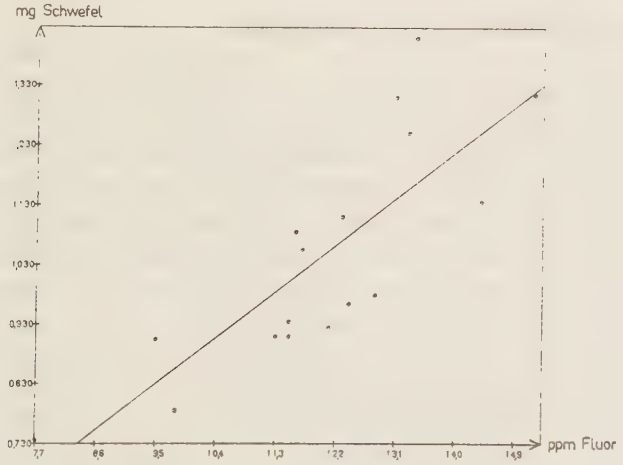


Abbildung 18: Korrelation zwischen zwei im Nadelmaterial vorkommenden immissionsbedingten Schadstoffen. (Fläche Burghausen!)

Deshalb ist es für die Ermittlung von Rangfolgen in der Schadstoffaufnahme unerheblich, welches Schadelement hierfür die Grundlage bildet. Aus diesem Grunde wurde die sehr viel Zeit und Kosten verursachende Fluoranalyse nur auf Stichproben zur Feststellung des Vorliegens einer Fluorbelastung bzw. deren Ausmaß verwendet.
Enge Korrelationen zwischen Schwefel- und Fluorwerten sind bei Grenzwerten zwischen natürlich- und immissionsbedingten Schadenselementgehalten eher ein Hinweis auf eine Immissionsbelastung durch beide Schadgase.
Ist die Korrelation nicht sehr ausgeprägt, verweist dies auf eine natürliche Bedingtheit einer der beiden analysierten Schadelementkomponenten.
Wasserlöslichkeit eines Schadelementes (z. B. Fluor) und damit verbundene leichtere Auswaschung über Schadstellen der Kutikula (KRONBERGER 1980), z. B. bei Regenperioden, aber auch verschieden großer "interner Sink" (Metabolisierung von Schadstoffen bzw. Rücktranslokation in andere Pflanzenteile - KRONBERGER et. al. 1978 -) können insbesondere bei längerem Einwirkungszeitraum Korrelationen ebenfalls abmindern.

8.4.1.3 Mengenmäßige Schwefelaufnahme

8.4.1.3.1 nach Freilandbegasung (Versuchsflächenauswertung)

Die Schwefelgehalte der Versuchsflächen Haltern und Rothenkirchen weisen auf eine erhebliche Belastung durch Schwefeldioxyd hin. Auch auf den Flächen Münchsmünster und Burghausen sind die Nadelschwefelgehalte immissionsbeeinflußt. Die Schwefelwerte dieser Flächen liegen weit über den natürlichen Schwefelgehalten immissionsfreier Gebiete.
Inwieweit die luftanalytisch nachgewiesene leichte Schwefelbelastung (nach Auskunft des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz) im Töginger Bereich, die Werte der Versuchsfläche Töging beeinflußt hat, läßt sich schwer sagen, da diese Werte im relativ weiten Streubereich des natürlich bedingten Schwefelgehaltes liegen.

Die Werte der Versuchsfläche Grafrath liegen ebenfalls in diesem "natürlichen Bereich", sind jedoch - vermutlich wegen der besseren Standortsverhältnisse und der damit verbundenen größeren Stoffwechselaktivität - höher. Der Standort Grafrath gilt zumindest im Sommer (kein Hausbrand) als unbelastet, soweit im dichtbesiedelten mitteleuropäischen Raum von einer Nichtbelastung überhaupt noch gesprochen werden kann. Der Begriff "unbelastet" ist deshalb relativ.
Der Vergleich der Rangfolgen der 26 Ruhrgebiets- und der 10 Töginger Klone auf den einzelnen Versuchsflächen weist merkliche Unterschiede auf (siehe Tabelle 31).

Offensichtlich beeinflussen die unterschiedlichen Standortsfaktoren der einzelnen Versuchsflächen die Disposition gegenüber der Schadstoffaufnahme.
Auch deutet vieles darauf hin, daß die von Jahr zu Jahr verschiedenen Klimaverhältnisse zu unterschiedlichen klonspezifischen physiologischen Aktivitäten führen und damit von Jahr zu Jahr unterschiedliche Rangfolgen in der Schadstoffaufnahme bewirken. Eine eindeutige und mittels Untersuchungen nachweisbare Rolle spielt der Gewinnungszeitpunkt der Nadelproben.
Bei im Frühjahr gewonnenen einjährigen Nadeln nehmen Klone wie z. B. der R2, R5, R11, R13 und R14 einen wesentlich schlechteren Platz in der Rangfolge ein als bei im Herbst gewonnenen Nadeln der gleichen Pflanzen. Daraus ist zu schließen, daß diese Klone in der Vegetationsruhe noch bzw. mehr Schwefel aufgenommen haben als andere. Um die genaue Ursache hierfür zu ergründen, war es wichtig, die Schadstoffaufnahmemöglichkeiten zu untersuchen (siehe Abschnitt 8.4.1.4).

Tabelle 31: Rangfolgen der mittl. S-Gehalte in 1jähr. Nadeln von Klonen verschiedener Versuchsflächen und Gewinnungstermine

		Herbstwerte Haltern	Burghausen	Frühjahrswerte Haltern	Rothenkirchen	Töging
R	1	15	23	7	12	14
	2	13	25	22	-	19
	3	4	20	2	5	10
	4	6	14	5	10	8
	5	10	4	18	3	9
	6	5	6	3	11	15
	7	21	22	15	6	13
	8	18	15	13	21	18
	9	26	26	23	18	11,5
	10	23	12	21	15	-
	11	9	24	20	23	15
	12	3	11	4	4	4
	13	2	16	11	24	-
	14	16	9	26	25	16
	15	20	17,5	17	13	21
	16	19	19	24	14	-
	17	17	10	25	19	6
	18	25	8	12	16	-
	19	14	13	19	17	17
	20	12	3	6	7	11,5
	21	11	2	10	22	5
	22	1	1	1	1	3
	23	24	7	16	20	20
	24	22	17,5	8	2	-
	25	8	21	14	9	1,5
	26	7	5	9	8	7
T	1	1	6	1	2	1
	2	8	7	6	8	8
	3	2	3	4	4	4
	4	9	9	10	3	6
	5	10	5	9	7	-
	6	7	4	8	10	9
	7	6	8	5	6	7
	8	4	10	7	9	5
	9	3	1	3	5	3
	10	5	2	2	1	2

Während mehrere Klone auf den verschiedenen Versuchsflächen eine bemerkenswerte Beständigkeit in der Rangfolge der aufgenommenen S-Menge aufweisen
(z. B. Herbstwerte: R22, R6, R7, R9, R16, R19
Frühjahrswerte: R12, R19, R22, R23, R26)
streuen andere erheblich
(z. B. Herbstwerte: R2, R3, R5, R11, R12, R13, R18
Frühjahrswerte: R5, R13, R21, R25)

8.4.1.3.2 nach Freilandbegasung von Topfpflanzen

Da pro Klon jeweils nur eine Stecklingspflanze in das stark immissionsbelastete Freiland in Nordostoberfranken ausgebracht wurde, war nicht zu erwarten, daß die Ergebnisse hinsichtlich der aufgenommenen Schwefelmenge der gemittelten Rangfolge entsprach, die sich über die Versuchsflächenanalysen ergab. Unverkennbar war aber an vielen Einzelwerten die sich entsprechende Tendenz.
Der Einfluß zwar nur geringer aber bei dieser Immissionsbelastung doch wirkender unterschiedlicher natürlicher Schwefelgehalte zwischen den der Belastung ausgesetzten Stecklingen und den Vergleichsstecklingen ist nicht zu leugnen, sonst bestünden bei manchen Klonen nicht solche extremen Ausreißer. Eine Gruppenbildung im Anhalt an die Versuchsflächenauswertungen (Dreiteilung der R- und T-Klone, siehe Abschnitt 4.2.6) ergibt jedoch signifikante Unterschiede. Die R_b-Gruppe hat einen geringeren durchschnittlichen Schwefelgehalt sowohl gegenüber der M_b-, wie auch der N_b-Gruppe, der gegenüber der M_b-Gruppe mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 3,74 % gesichert ist, gegenüber der N_b-Gruppe mit 10,37 % über der Signifikanzschwelle liegt.

8.4.1.3.3 nach Laborkammerbegasung

Die Auswertung der Laborkammerbegasung ergibt auffallend hoch streuende, daneben auch unerwartete Werte. Die relativ geringe SO_2-Belastung führt auch bei Bildung von Gruppen zu keinen signifikanten Unterschieden. Der Einfluß genetisch bzw. modifikativ bedingter Unterschiede der Stecklingspflanzen zwischen begasten und unbegasten Pflanzen scheint die Ergebnisse zu überlagern. Die Methode - zumindest die Begasungsbedingungen - muß deshalb als unbrauchbar bewertet werden.
Bei den Abschnitten 8.4.1.3.2 und 8.4.1.3.3 können geringe Rangfolgenabweichungen auch auf Analysenungenauigkeiten zurückzuführen sein (plusminus 10 %).

8.4.1.4 Aufnahmemöglichkeiten von Schadstoffen

Die ermittelten Analysenwerte lassen auch Rückschlüsse auf die Aufnahme der Schadstoffe über die Wurzel, die Kutikula und die Stomata zu.

8.4.1.4.1 Über die Wurzel

Liegt wie bei den Flächen und Pflanzen des Standortes Grafrath keine Immissionsbelastung vor, so ist der ermittelte Schwefel (oder Fluor)-Gehalt über die Wurzel aufgenommen, wenn schwefelhaltige Niederschläge (Ferntransport) und deren Eindringen über die Kutikula ausgeschlossen werden. Dieser Schwefelgehalt wird als "natürlicher Gehalt" bezeichnet. Er ist in der Regel nicht schadhaft. Schadhaft wird der Schwefel oder ein anderes Schadelement erst bei immissionsbedingtem Überangebot und bei dessen Aufnahme.
Anlage 15.1.1.7 zeigt, daß dieser über die Wurzel in die Nadeln gelangte Schwefelgehalt bei den untersuchten Klonen erhebliche Unterschiede aufweist.
Klone mit großer physiologischer Aktivität, gemessen an den Transpirationswerten und der Wuchsleistung, haben deutlich höhere natürliche Schwefelgehalte (siehe auch Abschnitt 5.3.4.6 und 5.5.2.6). Diese Ergebnisse decken sich mit denen von OLSEN (1957).
Die geringere Schwefelaufnahme über die Wurzel hat für diese Klone den Vorteil, daß sie über Spaltöffnungen und Kutikula mehr immissionsbedingten Schwefel aufnehmen können, bis es - gleiche Schadstoffverträglichkeit unterstellt - zu Schädigungen kommt. Auf eine Verzögerung des Schädigungseintrittes weisen bei solchen Herkünften JÄGER und KLEIN (1976) hin. Zum gleichen Ergebnis kommen LEONE und BRENNAN (1972) bei Tomate und Tabak. Keinen Einfluß stellen SETTERSTROM et. al. (1938) und THOMAS et. al. (1943) fest.

8.4.1.4.2 Über die Kutikula

Der experimentelle Nachweis für die Aufnahme des Schwefels und anderer Schadstoffe über die Kutikula gestaltet sich sehr schwierig. Einen Hinweis über die Aufnahmefähigkeit der Kutikula geben jedoch die Ergebnisse der kutikulären Transpiration (Abschnitt 6.3.3.1). Denn in dem gleichen Maße wie über die Kutikula Wasser verdunstet wird, dürfte ein Eindringen von Schadstoffen möglich sein.

LENDZIAN und ZIEGLER (1980) haben experimentell nachgewiesen, daß Schadstoffe auch über die Kutikula in das Blatt- oder Nadelinnere eindringen können. Auch MATERNA und KOHOUT (1963) wiesen eine winterliche Absorption von Schwefel über die Kutikula mit $^{35}SO_2$ nach.
Die sehr auffallenden Klonunterschiede in der kutikulären Transpiration werden weniger von der Mächtigkeit, sondern mehr von der Struktur und der Einlagerung der epikutikulären Wachse in die Zelluloseschichten bestimmt (ROSSA und LARSEN 1980).
Die lange herrschende Ansicht, immissionsresistentere Fichten hätten eine stärkere Wachsschicht (PELZ und MATERNA 1964) wurde bei Pinus contorta von SCHÜTT und SCHUCK (1972) widerlegt.
Die Aufnahme von Schadstoffen über die Kutikula spielt vor allem im Winter eine Rolle, wenn die Spaltöffnungen die meiste Zeit geschlossen sind.

8.4.1.4.3 <u>über die Spaltöffnungen</u>

Die Anhäufung von Schadelementen im Winter kann aber auch durch winterliche physiologische Aktivitäten erfolgen. WEISE (1961) und BÖRTITZ (1968) haben nämlich festgestellt, daß Koniferen auch im Winter eine nennenswerte Assimilation bei bestimmten Klimabedingungen haben können.
Überhaupt spielt die Aufnahme über die Spaltöffnungen die weitaus größte Rolle wie THOMAS et. al. (1950), FISCHER (1967) und SPEDDING (1969) nachweisen. Darauf deuten auch der Vergleich der sommerlichen Transpirationswerte mit den Schwefelgehalten der un- bzw. unterschiedlich immissionsbelasteten Versuchsflächen hin.

Tabelle 32: Durchschnittliche wöchentliche Transpirationsrate (in g - Sommer 1980) unbelasteter Pflanzen und deren mittlere Schwefelgehalte (in mg) in 1jährigen Nadeln auf verschiedenen Versuchsflächen

Klon-gruppe	Trans-piration	mittlerer S-Gehalt auf den Versuchsflächen (mg/g)			
		I-Belastung:			
		keine Grafrath	gering Burghausen	mittel Rothenk.	stark Haltern (1980-I)
R_b	5,00	$0,950^x$ (0,67%)	$0,993^x$ (1,64%)	1,460 (n.s.)	$2,609^x$ (0,69%)
N_b	7,09	$1,058^x$	$1,149^x$	1,520	$2,944^x$

In nahezu allen Fällen hat die R_b-Gruppe einen signifikant (Irrtumswahrscheinlichkeit in % angegeben) geringeren Schwefelgehalt. Für die immissionsunbelastete Fläche Grafrath läßt dies den Schluß zu, daß die Schwefelaufnahme über die Wurzel mit der Transpirationsintensität zusammenhängt. Dies bringen auch die in Abbildung 19 und 20 dargestellten Korrelationen zum Ausdruck.

Die ermittelten Korrelationen zwischen natürlich bedingtem Schwefelgehalt von (also unbelasteten) Klonpflanzen und der Wuchsleistung (siehe Abbildung 21a und 21b) machen den Zusammenhang zwischen Transpiration (und Schwefelaufnahme über die Wurzel sowie Aufnahme immissionsbedingten Schwefels) und der Assimilation deutlich.

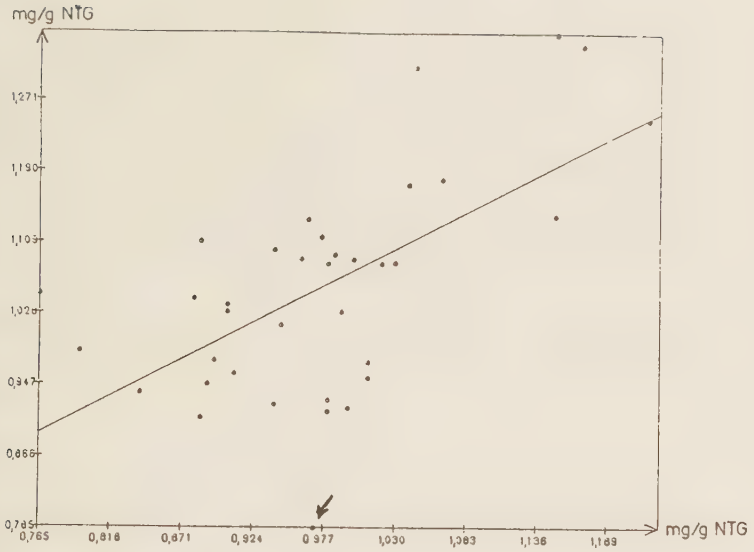


Abbildung 19: Korrelation zwischen dem Schwefelgehalt der immissionsunbelasteten Fläche Grafrath (Abszisse) und der belasteten Fläche Burghausen (Ordinate) der 36 ausgebrachten Klone (r = 0,37; n = 36; P = 2,5%)

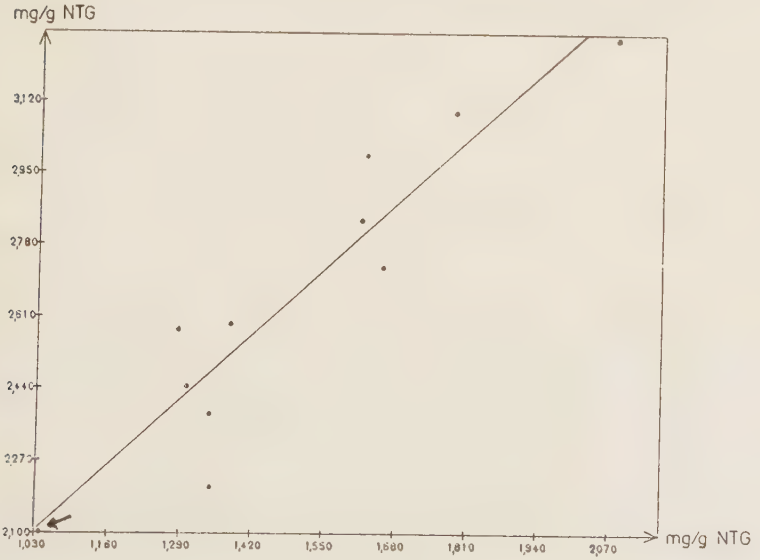


Abbildung 20: Korrelation zwischen dem Schwefelgehalt (Frühjahr 1980) der stark immissionsbelasteten Versuchsfläche Haltern (Ordinate) u. Rothenkirchen (Abszisse) bei der R_b-Gruppe (r = 0,88; n = 10; P = 0,1 %)

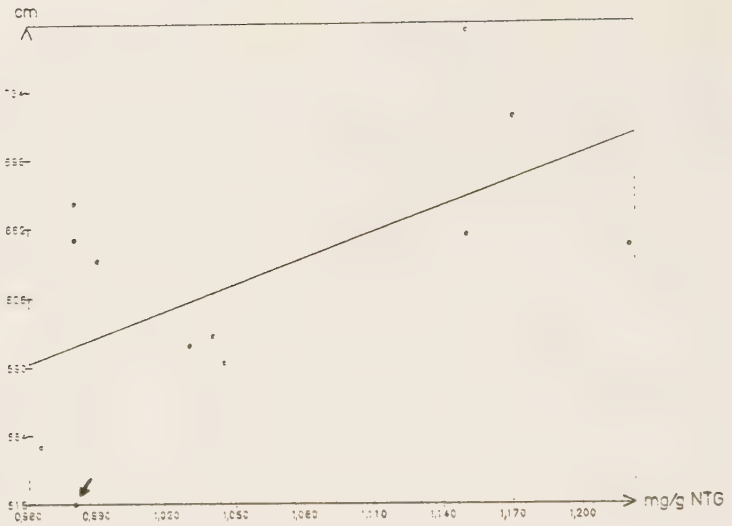


Abbildung 21a: Korrelation zwischen dem natürlich bedingten Schwefelgehalt (mg/g NTG) und dem Höhenwuchs (cm) der Erhaltungsfläche Grafrath (Analyse und Messung im Frühjahr 1980). (r = 0,59; n = 12; P = 4,3 %)

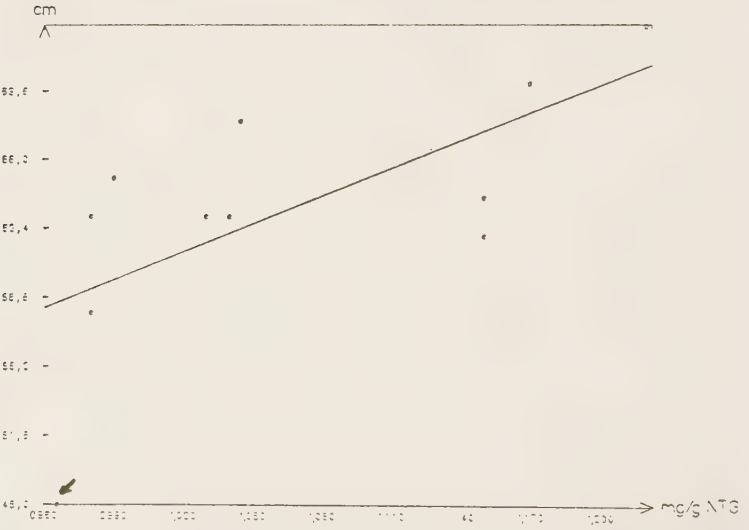


Abbildung 21b: Korrelation zwischen dem natürlich bedingten Schwefelgehalt (mg/g NTG - Erhaltungsfläche Grafrath) und dem Höhenwuchs (cm - Anzuchtquartier Grafrath) (r = 0,61; n = 11; P = 4,5 %)

Einen guten Hinweis auf die Bedeutung der Schadstoffaufnahme über die Stomata geben die Korrelationen zwischen Schwefelgehalt und Transpirationsrate. Abbildung 22 zeigt am Beispiel der M_b-Gruppe Zusammenhänge zwischen der Schwefelaufnahme (Versuchsfläche Rothenkirchen) und der an unbelasteten Stecklingspflanzen im Sommer 1980 in Grafrath bei guter Wasserversorgung gemessenen Transpirationsintensität.

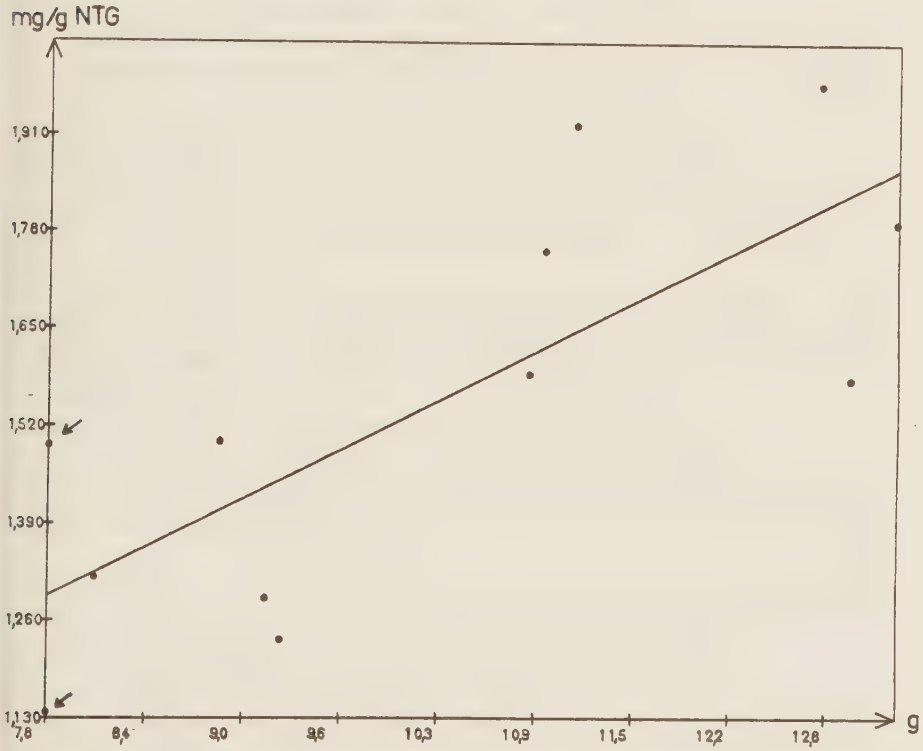


Abbildung 22: Korrelation zwischen Schwefelgehalt (mg/g NTG) und wöchentlicher Transpirationsrate (g)
(r = 0,58; n = 10; 4,9 %)

Dies ist für die Beurteilung der Immissionsresistenz ein wichtiges Ergebnis, da der über die Wurzel und über die Kutikula aufgenommene Anteil bei Immissionsbelastung nur eine untergeordnete Rolle spielt.

Diese auch bei anderen Versuchsflächen zu beobachtende Korrelation zwischen der sommerlichen Transpirationsrate unbelasteter und den analysierten Schadelementgehalten freilandbegaster Klonpflanzen weist zumindest bei den untersuchten Klonen darauf hin, daß deren Resistenz nicht auf einer chemoaktiven Schließbewegung der Spaltöffnungen beruht bzw. eine nur sehr untergeordnete Rolle spielt. HALBWACHS (1965) und VOGL et. al. (1965) haben auf diese Möglichkeit hingewiesen. Bemerkenswert ist die Korrelation der Abb. 22 aber auch deshalb, da sie besteht, obwohl die Pflanzen der Versuchsfläche Rothenkirchen schon lange einem erheblichen SO_2-Stress ausgesetzt sind. Daraus kann geschlossen werden, daß der Spaltöffnungsmechanismus bei den meisten Pflanzen noch funktioniert. Abweichungen von der Korrelationsgeraden können jedoch ihre Ursache aufgrund fortschreitender Vergiftung verändertem Transpirationsverhalten und bzw. auch durch unterschiedlich kutikuläre Transpiration haben. Auch ist ein unterschiedlicher pflanzeninterner "Sink" als Ursache denkbar.

Einen Zusammenhang zwischen Assimilation, Transpiration und Schwefeldioxyd-Absorption beschreiben auch KALZ (1949) und ZAHN (1963). HALBWACHS (1965) und ZIEGLER (1975) schließen ebenfalls auf eine enge Verbundenheit zwischen Transpirationsintensität und Schadstoffaufnahme. Diesem Ergebnis kommt gleich der Zusammenhang von Schwefelaufnahme und Stomataöffnung, den VOGL et.al. (1964) nachweist. Dies bedeutet, daß die Immissionsresistenz im wesentlichen durch die Transpirationsrate der Pflanze bestimmt wird.

8.4.2 Resistenz gegen die Schadstoffwirkung

Anlage 16 gibt einen Überblick über die durchschnittlichen Schadensstufen der 26 Ruhrgebiets- und 10 Töginger Klone auf den einzelnen Versuchsflächen. Eine Gegenüberstellung mit den aufgenommenen Schadstoffgehalten zeigt folgende erwartete Zusammenhänge:

1. Schadstoffgehalt und Schadensstufe sind eng miteinander korreliert. Der Korrelationskoeffizient beträgt bei der im Februar 1980 aufgenommenen Versuchsfläche Rothenkirchen $r = 0{,}66$; $n = 36$; $P = 0{,}1\%$ (Abb. 23a), bei der ebenfalls im Spätwinter 1980 aufgenommenen Versuchsfläche Haltern ergibt sich eine ebenfalls noch signifikante Korrelation ($r = 0{,}36$; $n = 36$; $P = 1{,}6\%$ - Abb. 23b).

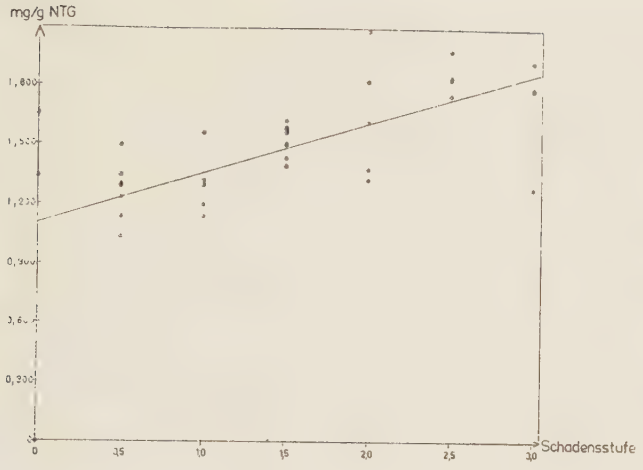


Abbildung 23a: Korrelation zwischen immissionsbedingtem Schadstoffgehalt (Schwefel) und Schadensstufe - Versuchsfläche Rothenkirchen.

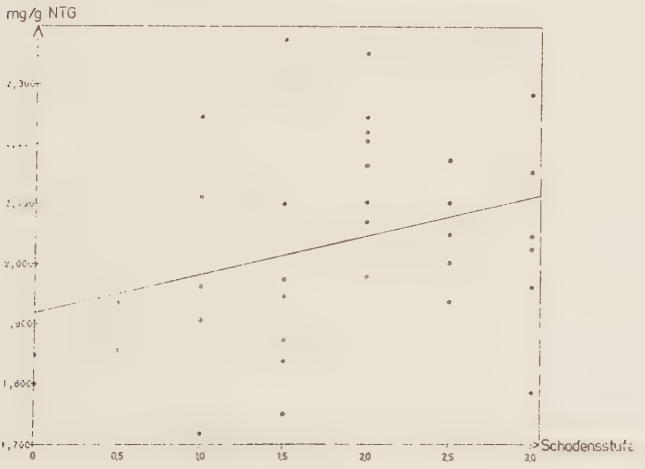


Abbildung 23b: Korrelation zwischen immissionsbedingtem Schadstoffgehalt (Schwefel) und Schadensstufe - Versuchsfläche Haltern.

Dieses Ergebnis haben bei früheren Untersuchungen bereits PELZ und MATERNA (1964) festgestellt.

Die weniger straffe Korrelation zwischen Schadstoffgehalt und Schadensstufe bei der Versuchsfläche Haltern kann auch durch die dort wiederholt eintretenden akuten Schädigungen bedingt sein, die zu Nadelverlusten bei geringeren Schadstoffaufnahmen führen (Verätzungen der Nadeloberflächen).

2. Abweichungen von der Korrelationsgeraden zeigen, daß zwischen aufgenommenem Schadstoffgehalt und dessen Verträglichkeit Unterschiede bestehen. So gibt es Klone, die bei geringeren Schadstoffgehalten höhere Schädigungen aufweisen. Auch gibt es Klone, die bei höherem Schadstoffgehalt geringere Schädigungen zeigen. Aufnahmeresistenz und Schadstoffverträglichkeit sind demnach nicht streng aneinander gekoppelt, sondern es gibt alle denkbaren, jedoch meist nur geringfügigen Abweichungen untereinander. BRAUN (1977) bestätigt dies, spricht jedoch von im Einzelfall abweichenden Ergebnissen.

3. Bei einer höheren und von mehreren Schadstoffen getragenen Immissionseinwirkung (Beispiel Haltern - hohe Schwefeldioxydbelastung und Fluorbelastung) ist - vermutlich durch einen nicht bekannten Synergismus der verschiedenen Schadstoffe - die Korrelation nicht so ausgeprägt.

4. Die für Immissionsforschungen ausgelesenen Klone des Ruhrgebietes R1 bis R26 erweisen sich gegenüber Schwefelimmissionen verträglicher als gegen Fluorimmissionen (siehe Anlage 16, Schadensstufe Haltern u. Rothenkirchen). Die Töginger Klone sind dagegen verträglicher gegen Fluorimmissionen (Anlage 16, Schadenseindruck Töging I + II).

8.4.3 Immissionshärte - eine Folge geringer Schadstoffaufnahme und hoher Schadstoffverträglichkeit

Die Schadstoffaufnahme bestimmt zusammen mit der Schadstoffverträglichkeit das Resistenzverhalten gegenüber Immissionen (VOGL, BÖRTITZ, POLSTER 1965). Bei der Einwirkung nur eines

Schadelementes liegt dabei das Hauptgewicht der Immissionsresistenz bei der Schadstoffaufnahme. Bei der Einwirkung zweier oder mehrerer Schadstoffe verlagert sich anscheinend durch das unterschiedliche Zusammenwirken der Schadstoffe die Gewichtung der Resistenzkomponenten auf die der Schadstoffverträglichkeit.

Wegen des geringen Aussagewertes für die Feststellung dieser Arbeit wird auf eine klonspezifische Diskussion der Einzelergebnisse verzichtet.

8.5 Besprechung der Ergebnisse

Die beim Klonvergleich unterschiedlichen Rangfolgen auf den Versuchsflächen sind ein Hinweis auf doch erhebliche Einflüsse des Standorts auf die physiologische Aktivität und damit die Schadstoffaufnahme und die Schadstoffverträglichkeit. Welche Rolle dabei allein die jährlich oder örtlich unterschiedlich fallenden Niederschläge spielen können, zeigen die Rangfolgeverschiebungen der Klone im Wuchsverhalten auf den verschiedenen Flächen. Aber auch Klimaänderungen bei unterbrochener Wasserzufuhr, wie sie bei den Austrocknungsversuchen bestanden, führen zu Änderungen in der Resistenzreihenfolge. Dem Resistenzverhalten der Klone im autochthonen Verbreitungsgebiet kommt deshalb fraglos die größte Bedeutung zu. Die Ausbringung dieser Klone in andere Bereiche wird so immer wieder zu standörtlich, aber auch immissionsbedingten Überraschungen in Form von Resistenzänderungen führen. Die Auslese autochthoner Resistenzklone bestimmter Belastungsbereiche sollte deshalb künftig verstärkt werden.
Auf ähnliche überraschende Ergebnisse kommt HALBWACHS (1978) bei der Auswertung einer in Österreich liegenden Versuchsfläche, die mit den vom Lehrstuhl gezüchteten Klonen bestückt war.
Die Bildung einer festen Rangfolge der Klone ist - wie angesprochen wurde - zu sehr von den gerade ausgewählten Versuchsflächen abhängig. Die Bildung von Gruppen unterschiedlicher Resistenz trägt deshalb besser zur Objektivierung bei.
Die Gegenüberstellung der Klone in der Schadstoffaufnahme und

der Schadstoffverträglichkeit zeigt, daß sich die Schadstoffverträglichkeit nur in einem relativ kleinen Rahmen bewegt, im wesentlichen aber von der Schadstoffaufnahme bestimmt wird. Dies deckt sich auch mit den Ergebnissen von PELZ und MATERNA (1964).
Die Schadstoffaufnahme wiederum wird entscheidend von der Transpirationsintensität beeinflußt (vgl. THOMAS 1950; FISCHER 1967; SPEDDING 1969; VOGL et. al. 1964; HALBWACHS 1965; ZIEGLER 1975), was durch die bestehenden Korrelationen angezeigt wird. Diese wiederum und auch die Empfindlichkeit der Assimilationsorgane fallen nach van HAUT und STRATMANN (1970) mit dem Zeitpunkt der stärksten photosynthetischen Aktivität der Pflanze zusammen.
Die Unterschiede der über die Wurzel aufgenommenen Schadstoffe sind, wie am Beispiel des Schwefels gezeigt, bei stärkeren Immissionen nicht sehr von Einfluß (vgl. auch KELLER und JÄGER 1980). Ebenso spielt die Schadstoffaufnahme über die Kutikula nur eine untergeordnete Rolle. Dies ist nicht verwunderlich, wenn man bedenkt, daß die kutikuläre Transpiration bei Koniferennadeln nur etwa 0,5 % des pflanzlichen Verdunstungsvermögens ausmacht.
Die über die Nadelanalyse ermittelte Schadstoffmenge besagt nicht, daß sich die Schadstoffaufnahme auf diese Menge (über die Wurzel aufgenommene "Schadelemente" mit eingeschlossen) beschränkt hat. Wie bereits angeschnitten, kann die Pflanze einen Teil des immissionsbedingten Schadstoffes in den Stoffwechsel einbeziehen (WEIGL und ZIEGLER 1962; ZIEGLER 1975; KRONBERGER et. al. 1978; WEIGEL und JÄGER 1980). Über den Assimilations-Transport können die Schadstoffe in weniger belastete Pflanzenteile ausstrahlen und somit kann ein Verdünnungseffekt entstehen, der zum Absinken der Schadstoffkonzentration führt. Dieser "interne Sink" wird pflanzen- bzw. klon- oder herkunftsbedingt unterschiedlich sein.

8.6 Zusammenfassung

Die verschiedenen Immissionshärtetests zeigen für den Großteil der untersuchten Klone erneut ähnliche Resistenzrangfolgen,

wie sie bereits früher von ROHMEDER u. SCHÖNBORN (1965) und BRAUN (1977) bei Begasungsversuchen und von HALBWACHS (1978) nach Auswertung einer in Österreich angelegten Versuchsfläche festgestellt wurden.
Die Auswertung der Versuchsflächen und der Begasungsversuche ergeben dabei Hinweise darauf, daß die standörtlichen Verhältnisse, insbesondere die Witterungsbedingungen und der Zeitpunkt der Probematerialgewinnung auf die Rangfolge der Immissionsresistenz von nicht unerheblichem Einfluß ist.
Die Untersuchungen hinsichtlich der Art und Weise der Schadstoffaufnahme weisen auf eine Aufnahme der "Schadelemente" über die Wurzel, die Kutikula und die Stomata hin. Entscheidende Bedeutung hat die Aufnahme der Schadelemente über die Stomata, was eine deutliche Korrelation von Transpirationsrate und Schadstoffgehalt beweist. Die Resistenz gegenüber der Schadstoffaufnahme ist i. w. auf sie zurückzuführen.
Von den beiden Komponenten, die die Immissionsresistenz bestimmen, nämlich der Resistenz gegenüber der Schadstoffaufnahme und der Resistenz infolge der Schadstoffverträglichkeit, ist die erstere die entscheidende Größe. Bei der Einwirkung zweier oder mehrerer Schadstoffe scheint jedoch eine Verlagerung zu Gunsten der Resistenz infolge der Schadstoffverträglichkeit stattzufinden.

9 Zusammenhänge zwischen Trockenresistenz und Immissionshärte

9.1 Literaturüberblick

Die Literatur über Zusammenhänge zwischen Trocken- und Immissionsresistenz umfaßt nur wenige Arbeiten. Die Tatsache, daß an den Wasserhaushalt höhere Ansprüche stellende Nadelbaumarten wie Tanne, Fichte und Douglasie gegen Immissionen wie Schwefeldioxyd und Fluorwasserstoff empfindlicher reagieren als weniger anspruchsvolle Baumarten Kiefer, Lärche und Strobe oder gar die Schwarzkiefer und die Thuja-Arten (ROHMEDER u. SCHÖNBORN 1965; WENTZEL 1969) veranlaßte v. SCHÖNBORN, die Arbeitshypothese aufzustellen, Immissions- und Trockenresistenz seien gekoppelt.
Ähnliche Beobachtungen macht KOZYUKINA (1971), der bei Ligustrum-, Robinia-, Morus-, Ailanthus-, Populus- und Sambucus-Arten eine direkte Abhängigkeit der Immissionsresistenz von ihrem Grad an Xeromorphismus nachweist. Auch TZSCHACKSCH et. al. (1969), SCHÜTT et. al. (1970) und BRAUN (1977) finden ähnliche Resistenzzusammenhänge.
Früher schon vermuteten HEILING (1933), ZAHN (1963) und BÖRTITZ (1964) Zusammenhänge zwischen Wasserhaushalt und Immissionsresistenz.
Viele für Trocken- bzw. Immissionsresistenz ermittelte Untersuchungsergebnisse weisen auf diese Zusammenhänge unmittelbar hin. Hinweise darauf können der Literatur entnommen werden, die in den einzelnen Hauptabschnitten besprochen wurde.

9.2 Zusammenhänge

In den einzelnen Abschnitten dieser Arbeit sind bereits - zum Teil auch unter Vorwegnahme von erzielten Ergebnissen - offenkundige Verbindungen nicht nur in der ausgewerteten Literatur sondern auch der eigenen Ergebnisse zwischen der Trocken- und Immissionsresistenz dargestellt.
Noch klarer treten diese Verbindungen zutage, wenn man bedenkt, daß die in den Trockenresistenzuntersuchungen einbezogenen relativ immissionsresistenten Klone vielfach weit besser ab-

schneiden als die nach Kriterien der Trockenresistenz ausgelesenen Klone.
Ohne große Erläuterungen und Literaturhinweise (dies wären nur Wiederholungen) werden im folgenden die bei relativ trocken- bzw. immissionsresistenten Fichtenklone bestehenden und selbst ermittelten Zusammenhänge aufgezählt:

Nährelementhaushalt

- hoher Kaliumgehalt bzw. enges K/Ca und K/Ca+Mg-Verhältnis
- geringer Stickstoffgehalt
- geringer Calciumgehalt
- geringer Schwefelgehalt.

Wasserhaushalt

- niedrigeres Wasserpotential bei optimaler und auch angespannter Wasserhaushaltslage
- geringe Transpiration im Sommer wie auch im Winter (Ausnahmen!)
- verzögerter Nadelabfall bei unterbundener Wasserzufuhr
- äußerst empfindliche Stomatareaktion auch bei optimaler Wasserversorgung
- höherer Wassergehalt.

Wuchsleistung

- geringere Wuchsleistung bei optimaler Wasserversorgung
- größere Höhenwuchsdepression im Jahr nach extremer Sommertrockenheit
- geringere Depression im sekundären Dickenwachstum

als weniger bzw. nicht resistente Klone.

Immissionswirkung

- geringere Schadstoffaufnahme (Ausnahmen!).

Die einzelnen Größen sind relativ.
Werden nunmehr die Rangfolgen der Klone in ihrem Resistenzverhalten bei Trockenheit und bei Immissionseinfluß gegenübergestellt, dann ist eine deutliche Korrelation ersichtlich. Diese Korrelation beruht auf dem Zusammenhang zwischen sommerlicher Transpirationsrate und Schadstoffaufnahme (siehe Abschnitt 8.4.1).
Das bedeutet - wie bereits eingehend in den Abschnitten 6.3.3.2

und 8.4.1 erläutert - daß die Resistenz gegen die Schadstoffaufnahme i. w. durch das Transpirationsverhalten bestimmt wird.
Geringe Transpiration hat geringe Schadstoffaufnahme zur Folge. Dies gilt sowohl für die stomatäre wie auch die kutikuläre Transpiration. Klone mit einer sowohl geringen stomatären wie auch geringen kutikulären Transpiration sind besonders resistent.

Diese Ergebnisse werden im wesentlichen durch den Vergleich von gebildeten Klongruppen erzielt. Eine eingehende Betrachtung der Verhaltensweise der einzelnen Klone läßt jedoch erkennen, daß z. B. der Klon R14 eine ausgeprägte Trockenresistenz aufweist, obwohl er eine hohe Transpirationsrate und auch einen sehr hohen Schadstoffgehalt in seinen Nadeln nach Begasung hat. Dieser Klon und auch einzelne andere Klone mindern den ermittelten Korrelationskoeffizienten zwischen Transpirationsrate und Schadstoffaufnahme.
Die Trockenresistenz dieses Klones ist - siehe Abschnitt 4 - nicht eine Folge der physiologisch geringeren Transpiration.

STOCKER (1947) spricht neben der Einteilung der Dürreresistenz in eine vitale und eine letale, auch von einer phänotypischen und genotypischen und einer plasmatischen und konstitutionellen Dürreresistenz. Letztere Einteilungsmöglichkeit würde dabei den beobachteten Unterschieden am ehesten nahekommen, wobei die geringere Transpiration mit auch zum Teil beobachteten anderen physiologischen und auch morphologisch- anatomischen Zustandsgrößen zu der konstitutionellen Dürreresistenz gezählt werden müßte.
Die vermutete hohe plasmatische Resistenz des Klones R14 dürfte aber sicherlich seine Ursache im relativ hohen Kaliumgehalt haben (Enzymaktivierung u. a.).
Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß die Resistenz gegen die Schadstoffaufnahme eine direkte Folge der Trockenresistenz ist, die durch geringe Transpiration ausgelöst wird.
Da die Resistenz gegenüber der Schadstoffwirkung nur in geringen Grenzen zu der Resistenz der Schadstoffaufnahme schwankt,

kann deshalb gesagt werden, daß die Immissionsresistenz im wesentlichen eine zwangsläufige Folge der durch geringe Transpiration ausgelösten Trockenresistenz ist. Es ist auch nicht denkbar, daß im mitteleuropäischen Raum, in dem keine - oder nur örtlich sehr begrenzte - natürliche Exhalationen aus Vulkanen vorkommen, eine natürliche Auslese "immissionsresistenter" Individien erfolgt ist. Auch scheidet eine an die seit dem Beginn der Industrialisierung vor etwa 150 bis 200 Jahren erfolgte, durch Mutation entstandene Anpassung der Fichte an Immissionseinfluß bei ihren hohen Lebensaltern aus. Es ist kaum denkbar, daß sich in zwei, maximal drei Fichtengenerationen solche Anpassungen vollzogen haben können. Eine durch genetisch unterschiedlich gesteuerten S- (u. a. Schadstoffe) Metabolismus (interner Sink) bestehende Immissionsresistenz dürfte mit Sicherheit auf andere genetische Evolutionen zurückzuführen sein.

10 Zusammenfassung

Mit 139 als Pfropflinge und Stecklinge vermehrten Fichtenklonen wurden verschiedene Austrocknungsversuche durchgeführt, um deren Austrocknungswiderstand, Austrocknungstoleranz und Wuchsleistungsreaktionen auf Trockenstress zu testen.
In die Untersuchungen waren mit einbezogen:

- die Ermittlung der natürlichen Gehalte an den Nährelementen N, P, K, Ca, Mg und S zu verschiedenen Jahreszeiten, insbesondere aber vor Beginn und zu Ende der künstlichen Trockenperioden,
- die Erfassung von Wasserzustands- und Wasserhaushaltsgrößen, deren Veränderungen im Trockenstress sowie deren Zusammenhänge zu der Ernährungssituation der Pflanzen,
- die Messung der Wuchsleistungsreaktionen im Höhen- und Dickenwachstum unterschiedlich mit Wasser versorgter Fichtenklone nach natürlichen und künstlichen Trockenperioden sowie bei guter Wasserversorgung,
- die Ermittlung des Resistenzverhaltens gegenüber unterschiedlichen Immissionseinflüssen und
- die Analyse der Ursachen der Immissionsresistenz und deren Zusammenhänge zu Trockenresistenzmechanismen.

Von dem verwendeten Pflanzenmaterial war ein Kern von 36 Klonen in alle Untersuchungen einbezogen. Dieses Klonmaterial wurde nach seiner Überlebensrate in den Austrocknungsversuchen in drei Trockenresistenzgruppen eingeteilt. Der statistische Vergleich der untersuchten Merkmale erbrachte die nachfolgenden Ergebnisse:

Bei guter Nährelementversorgung ist die Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit hinsichtlich der genetisch bedingten Gehalte umso größer, je höher der Kaliumgehalt und je geringer der Calcium- und Magnesiumanteil in den einjährigen Nadeln zu Beginn einer Trockenstressperiode ist. Auch ist ein nicht zu

hoher Stickstoffgehalt ein statistisch gesichertes Merkmal der Resistenzklone.
Der Kalium (und auch Calcium und Magnesium)-gehalt beeinflußt durch seine zum Teil gesicherten Korrelationen zu physiologischen Zustandsgrößen den Wasserhaushalt entscheidend.
Die trockenresistenten Klone (R-Klone) nehmen bei guter Wasserversorgung Bodenwasser leichter auf, obwohl sie von Natur aus ein niedrigeres Wasserpotential als die gegen Trockenheit empfindlichen Klone haben. Dieses Wasserpotential steigt bei unterbrochener Wasserzufuhr bei den R-Klonen im Verhältnis weniger an und führt dazu, daß nach anhaltender Trockenheit nur vorübergehend angebotenes Bodenwasser schlechter ausgenützt werden kann als bei den sehr hohe Saugspannungen entwickelnden nicht resistenten N-Klonen.
Dies hängt auch mit der Eigenschaft der R-Klone zusammen, selbst bei guter Wasserversorgung bereits bei geringsten Wasserdefiziten wie z. B. an Strahlungstagen um die Mittagszeit mit Stomataschluß zu reagieren. Darin ist die hauptsächliche Ursache für eine wesentlich geringere Transpiration dieser Klone zu sehen. Nach Versuchsflächenauswertungen scheint daneben aber auch eine geringere genetisch bedingte Transpiration hinzuzukommen.
Zwischen den Resistenzgruppen bestehen signifikante Unterschiede im Wassergehalt der Pflanzen. Trotz höherem Wassergehalt der R-Klone ist bei ihnen die kutikuläre Transpiration zumindest in der Tendenz geringer. Ausgesprochen trockenresistente Klone haben aber neben einer geringen stomatären auch eine äußerst geringe kutikuläre Transpiration. Diese beiden Größen sind das entscheidende Kriterium für die Trockenresistenz. Gefördert wird die Trockenresistenz durch ein enges Sproß/Wurzel-Verhältnis, das aber nur innerhalb eines Klones von Bedeutung ist. Es wird von den wasserabgabebestimmenden Größen weit übertroffen.
Über die Öffnung der Stomata und die Durchlässigkeit der Kutikula findet nicht nur die Wasserabgabe statt, sondern sie sind auch die Aufnahmepforten für Immissionen. Relativ enge Korrelationen zwischen Transpirationsrate und aufgenommenem

Schadstoffgehalt beweisen, daß diese Immissionsresistenzkomponente auf die unterschiedliche Größe der pflanzlichen Wasserabgabe zurückzuführen ist. Da die Immissionsverträglichkeit nur in geringen Grenzen zur aufgenommenen Schadstoffmenge schwankt, kann die bei dem untersuchten Pflanzenmaterial ermittelte "Immissionsresistenz" als eine zwangsläufige Folge der durch geringe Wasserabgabe bedingten Trockenresistenz definiert werden.
Mit der empfindlichen Stomatareaktion der relativ trockenresistenten Klone auf Trockenstress wird auch die Assimilation beeinflußt, da bekanntermaßen Transpiration und Assimilation gekoppelt sind. In Trockenperioden führt dies zu einer eingeschränkten Photosynthese und - vermutlich über geringere Reservestoffbildung - zu den vergleichsweise stärkeren Höhenwuchsdepressionen der R-Klone im Jahre danach. Dagegen weisen die R-Klone im Trockenjahr selbst ein besseres Dickenwachstum auf, was aber statistisch nicht abgesichert werden konnte.
Die stärkere Höhenwuchseinbuße nach Trockenheit ist demnach ein simples Auslesekriterium relativ trockenresistenter Fichten. Dieses Kriterium verliert an Gewicht bei der Forderung nach hohem Überdauerungsvermögen und hoher Wuchsleistung. Denn innerhalb der Resistenzklone bestehen auch bei Trockenheit erhebliche Unterschiede im Wuchsleistungsvermögen. Es gibt weiterhin einzelne Klone, die ein ausgesprochen hohes Überdauerungsvermögen bei guten Wuchsleistungen trotz relativ hoher Transpiration aufweisen. Die natürliche Mannigfaltigkeit im Trockenresistenzverhalten und der Wuchsleistung ist demnach sehr groß.

Das Ergebnis dieser Arbeit läßt sich auf folgende Kurzform bringen:
Ein hoher Kaliumgehalt bedingt ein relativ niedriges Wasserpotential. Das hat eine geringe Transpiration zur Folge, führt damit zu einer geringen Schadstoffaufnahme und durch die Korrelation mit der Assimilation zu einer geringeren Wuchsleistung. Diese Eigenschaften sind die Merkmale relativ trockenresistenter bzw. immissionsharter Fichten.

Literatur

Abetz, P., 1969: Waldbauliche Versuche mit verschiedenen Pflanzensortimenten bei der Fichtenbestandsbegründung in Oberschwaben. Allg. Forst- u. J. Ztg. 140, 65 - 75.

Arvidson, J., 1951: Austrocknungs- und Dürreresistenzverhältnisse einiger Repräsentanten öländischer Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. Acta oecol. scand., Suppl. 1, 1 - 181.

Aussenac, G., 1978: La sécheresse de 1976: influence des déficits hydriques sur la croissance des arbres forestièrs. Rev. Forest. Francaise 30, 103 - 114.

Aust, F. W., 1914: Die Fichte im Elbsandsteingebirge. Tharandter Forstliches Jahrbuch 65, 26.

Barnes, R. L., 1972: Effects of chronic exposure to ozone on photosynthesis and respiration of pines. Euvironm. Pollut. 3, 133 - 138.

Barrett, T. W.; Benedict, H. M., 1970: Sulfur Dioxide. In: Recognition of Air. Pollution Injury to Vegetation, A Pictorial Atlas: C_1- C_5. APCA Pittsburgh, Pennsylvania 1970.

Baule, H., 1967: Welche Bedeutung hat das Kalium für die Forstpflanzenzüchtung? Kali-Briefe, Fachgeb. 6, 1. Folge.

Baule, H.; Fricker, C., 1967: Die Düngung an Waldbäumen. BLV-Verlag, München - Basel - Wien.

Becker, M., 1977: Contribution a l'étude de la transpiration et de l'adaption à la sécheresse des jeunes plants résineux. (Abies alba, A. nordmanniana, A numidica) Annales des Sciences Forestières 34, 137 - 158.

Benecke, U., 1972: Physiologische Untersuchungen zur Eignung verschiedener Baumarten bei der Aufforstung in Hochlagen. Forschungsbericht d. Forstl. Forsch. Anst. München, 5.

Benzian, B., 1966: Effects of nitrogen and potassium concentrations in conifer seedlings an frost damage. Ext. from Rep. Rothanist. Exp. Sta. 1965, 58 - 59.

Berge, M., 1970: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Band I: Die nichtparasitären Krankheiten, 4. Teil: Immissionsschäden. Berlin u. Hamburg. Paul Parey.

Bernhart, K., 1980: Ist die Hydratur der Blätter abhängig von der Lage der Blätter am Trieb! Dipl-Arb., Lehrstuhl f. Forstbot. d. Uni München.

Biebl, R., 1951: Freilandbeobachtungen an Spaltöffnungen von Hydrocharis, Nymphaea und Nuphar, Verh. zool.-bot. Ges. Wien 92, 249 - 265.

1958: der Einfluß der Mineralstoffe auf die Transpiration. Handb. der Pflanzenphysiol. IV: 382 - 426.

Blanchet, R.; Bosc, M., 1967: Bilans de potassum et alimentation potassique des plantes en présence de rétrogradation et de libérations d'ions K^+ non échangeables.

Böhmerle, K., 1907: Die Dürreperiode 1904 und unsere Versuchsbestände. Cbl. ges. Forstw. 33, 192 - 208.

Börtitz, S., 1964: Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadensforschung, 1. Mitteilung: Untersuchungen über die individuell unterschiedliche Wirkung von SO_2 auf Assimilation und einige Inhaltsstoffe der Nadeln von Fichte (Picea abies (L) Karst.) durch Küvettenbegasung einzelner Zweige im Freilandversuch. Biolog. Zbl. 83, 501 - 513.

1968: Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadensforschung. Biolog. Zentralblatt 87, 489.

Börtitz, S.; Vogl, M., 1965: Rhysiol. und biochem. Beiträge zur Rauchschadensforschung, 5. Mitt.: Versuche zur Erarbeitung eines Schnelltestes für die züchterische Vorselektion auf Rauchhärte bei Lärchen. Der Züchter 35, 307 - 311.

1967: Zur Transpiration von Koniferennadeln bei unterschiedlicher SO_2-Einwirkung. Arch. Forstwes. 16, 663 - 666.

1969: Physiolog. u. biochem. Beiträge zur Rauchschadensforschung. 9. Mitt.: Physiologische Untersuchungen zur individuellen Rauchhärte von Pinus silvestris. Arch. Forstw. 18, 55 - 60, 123 - 131.

Borggreve, B., 1891: Die Holzzucht. Parey-Verlag. Berlin.

Born, M.; Bergmann, J.-H.; Jeserigk, P.; Klebingat, G., 1978: Beeinflussung des Wachstums von jungen Kiefern durch den Entzug von Licht und Wasser. Beiträge f. d. Forstw. Heft 3, 104 - 106.

Boyer, J. S., 1976: Water deficits and plant growth. Acad. Press.

Brad, J., 1971: Contributions to the biochemical study of frost resistance in autumn cereals. VIII. Comparative study of ashes, phosphorus and potassium contents. Biochem. 14, 127 - 134.

Brag, H., 1972: The influence of potassium on the transpiration rate and stomatal opening in Triticum aesteviem and Pisum sativum. Physiolog. Plant. 26, 250 - 257.

Braun, G., 1972: Vorläufige Ergebnisse aus den Freiland-Anbauversuchen relativ rauchresistenter Fichtenklone (unveröffentlicht).

1976: Eine einfache Methode zur SO_2-Begasung von Fichtenpfropflingen im Labor. Eur. J. For. Path. 6, 329 - 335.

1977: Über die Ursachen und Kriterien der Immissionsresistenz bei Fichte, Picea abies (L.) Karst. Dissertation, München.

Braun, H. J.; Schmidt, P., 1972: Methodische Versuche zur direkten Messung des absoluten Wasserverbrauches der Holzpflanzen. Z. Pflanzenphysiolog. 66, 337 - 442.

v. Braunschweig, L. C., 1972: Die Bedeutung des Wassergehaltes im Boden für die Pflanzenverfügbarkeit des Kaliums. Kali-Briefe, Fachgeb. 1, 2. Folge.

Breckle, S-W; Kull, U., 1971: Ist Diarthron vesiculosum (Thymelaeaceae) ein ökologisches Rätsel? Botan. Jahrb. Syst. 90, 550 - 561.

Bredemann, G., 1932: Botanische Untersuchungen bei Rauchschäden. In: Haselhoff, E., Bredemann, G. und Haselhoff, W.: "Entstehung, Erkennung und Beurteilung von Rauchschäden". Berlin 1932.

Brehmer, U., 1981: Beiträge zur Anatomie und Morphologie von Nadeln der Picea abies. Dissertation, München.

Brewer, R. F.; Guillement, F. B.; Greveling, R. K., 1961: Influence of N-P-K-fertilization on incedence and severity of oxidant injury to mangels and spinach. Soil. Sci. 92, 298 - 301.

Brix, H., 1962: The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. Physiol. Plantarium 15, 10-20.

Brüning, D., 1959: Forstdüngung - Ergebnisse älterer und jüngerer Versuche, Neumann-Verlag, Radebeul.

Bühler, A., 1922: Waldbau, II. Band, Stuttgart.

Büsgen, M.; Münch, E., 1927: Bau und Leben unserer Waldbäume. Gustav Fischer, Jena.

van Buijtenen, J. B.; Bilan, M. V.; Zimmermann, R. H., 1976: Morphophysiological characteristics related to drought resistance in Pinus taeda. Tree physiology and yield improvement. Academic Press. 349 - 359.

Burgtorf, H., 1968: Exempel paa kaliumbrist hos gran planterad paa aakermark. Rapp. Uppsats. afd. Skogsekol. Skogshoegs. Stockholm, 7, 1 - 19.

Calvert, J., 1935: Drought resistance in wheat. The "bound " and "free" water of expressed sap from wheat leaves in relation to time and soil moisture. Protoplasma 24, 505 - 524.

Chien-Ren Chu, 1935/36: Der Einfluß des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor. Flora 130, 384 - 437.

Christersson, L., 1976: The effect of inorganic nutrients on water economy and hardiness of conifers. Studia Forestalia Suecia 1976, Nr. 136.

Cieslar, A., 1907: Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzarten für den Waldbau. Cbl. ges. Forstw. 33, 1 - 19, 49 - 62.

Dässler, H.-G., 1967: Zur Aussagekraft experimenteller Resistenzprüfungen Arch. Forstwes. 16, 781 - 785.

1971: The effect of hydrogen fluoride and cryolite dust upon plants and animals near a hydrogen fluoride factory. Fluoride 4, 21 - 24.

Dafis, S.; Moulopoulos, C., 1969: Effect of soil moisture on growth and root formation in Pinus halepensis and P. brutia seedlings. Beiheft zu den Zeitschriften des schweizerischen Forstvereins 46, 255 - 260.

Dayanandan, P.; Kaufmann, P. B., 1975: Stomatal movements associated with potassium fluxes. Amer. J. Bot. 62, 221 - 231.

Eguchi, T.; Sakai, A.; Usui, G.; Uehara, T., 1966: Studies on selection of frosthardy Cryptomeria J. Silva Genetica 15, 84 - 89.

Ehrenberg, Pl, 1919: Das Kalk-Kali-Gesetz, Berlin.

Eifert, A.; Efert, J., 1976: Zusammenhänge zwischen der Kaliversorgung, der Ertragshöhe und der Frosthärte von Rebenbeständen. Kali-Briefe, Bern, Fachgeb. 29, 8. Folge, Nr. 10.

Enderlein, H., 1966: Aus "Bericht zum Rauchschadensymposium v. 30.9 bis 2.10.1965 in Tharandt". Arch. Forstwes. 15, Heft 5/6.

Enderlein, H.; Kästner, W., 1967: Welchen Einfluß hat der Mangel eines Nährstoffes auf die SO_2-Resistenz 1jähriger Kiefern. Arch. Forstwes. 16, 431 - 435.

Ensgraber, A., 1954: Über den Einfluß der Austrocknung auf die Assimilation und Atmung von Moosen und Flechten. Flora 141, 432 - 475.

Evers, F. H., 1973: Genetische Unterschiede im Mineralstoffgehalt der Nadeln junger Fichten (Picea abies (L.) Karst.) Sonderdruck aus "Mitt. d. Ver. f. Forstl. Standortskunde u. Forstpfl.-Zücht.", 67 - 71.

1979: Über bleibende Differenzierungen im Mineralstoffgehalt der Nadeln bei verschiedenen Klonen der Fichte. Sonderdruck aus "Mitt. d. Ver. f. Forstl. Standortskunde u. Forstpfl.-Zücht.", 60 - 65.

Fiedler, F., 1977: Einfluß meteorologischer Elemente auf den Stärkenzuwachs von Fichten - Ergebnisse von Bohrkernauswertungen. Wiss. Z. Techn. Univers. Dresden, 26, 503 - 505.

Fiedler, H.-J., 1975: Zur Ernährung und Düngung von älteren Fichtenbeständen im Rauchschadgebiet des oberen Osterzgebirges. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 15, 5 - 20.

Fink, A., 1979: Dünger und Düngung, Verlag Chemie, Weinheim.

Fischer, K., 1967: Cytologische und physiologische Wirkungen von Schwefeldioxyd auf höhere Pflanzen. Dissertation Darmstadt.

Flückiger-Keller, H.; Örtli, J. J.; Flückiger, W., 1979: Auswirkungen von Streusalz und Trockenheit auf das Wachstum und die Wasserbeziehung verschiedener Gehölze. Schweiz. Zschr. f. Forstw. 130, 294 - 301.

Flury, P., 1927: Über den Einfluß der Trockenperioden auf das Bestandeswachstum. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. d. forstl. Versuchswesen 14, 251 - 292.

Freeman, R. O., 1936: Effect of transpiration upon the absorption and distribution of mineral salts in plants. Amer. J. Bot. 23, 355 - 362.

1937: Effect of transpiration upon the absorption of mineral salts. Amer. J. Bot. 24, 373 - 374.

Frey - Wissling, A.; Haussermann, E., 1941: Über die Auskleidung der Mesophyllinterzellularen. Ber. schweiz. bot. Ges. 51, 430.

Friedrich, S., 1897: Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. Cbl. ges. Forstw. 23, 471 - 495.

Gärtner, E. J., 1980: Beiträge zur Beurteilung der Jugendentwicklung von Fichtenprovenienzen. Mitt. der Hess. Landesforst-Verw. Bd. 15.

Gäumann, E.; Jaag, O., 1936: Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. Ber. schweiz. bot. Ges. 45, 411.

Garber, K., 1967: Luftverunreinigung und ihre Wirkung. Gebrüder Borntraeger Berlin - Nikolassee.

Garrett, P.; Zahner, R., 1973: Fascicle density and needle growth responses of Red Pine to water supply over two seasons. Ecology 54, 1328 - 1334.

Garsed, S. G.; Farrar, J. F.; Rutter, A. J., 1979: The effects of low concentrations of sulphur dioxide on the growt of four broadleaved tree species. J. appl. Ecol. Oxford. Vol. 16, 217 - 226.

Gates, C. T., 1964: The effect of water stress on plant growth. J. Austral. Inst. Agric. Sci 30, 3 - 22.

Gessner, F.; Schuhmann-Petersen, M., 1948: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Pflanzen bei Stickstoffmangel Z. Naturforsch. 3b, 36 - 41.

Gessner, F.; Zwerenz, F., 1950: Über die Erhöhung der Kälteresistenz der Pflanzen bei Stickstoffmangel. Die Naturwissenschaften 37, 453 - 454.

van Goor, C. P., 1962: Kali-Mangelerscheinungen bei Kiefern in Holland. AFZ 47, 402 - 403.

Griffin, J. R., 1973: Xylem sap tension in three woodland oaks of central California. Ecology 54, 152 - 159.

Grimme, H.; Nemeth, K.; Braunschweig, L. C., 1971: Einige Aspekte der Kaliumverfügbarkeit und der Kaliumaufnahme. Kali-Briefe, Fachgeb. 1, 9. Folge.

Grimme, H.; Nemeth, K., 1974: Beziehungen zwischen Kalium, Calcium und Magnesium bei Aufnahme und Ertragsbildung Landw. Forsch. Sonderh. 30/II, 93 - 100.

Gross, K., 1976: Die Abhängigkeit des Gaswechsels junger Fichtenpflanzen vom Wasserpotential des Wurzelmediums und von der Luftfeuchtigkeit bei unterschiedl. CO_2-Gehalte der Luft. Forstwiss. Centralbl. 95, 211 - 225.

1980: Öffnungszustand der Stomata, Xylem-Wasserpotenti und Netto-Photosynthese junger Fichten vor und nach der Verpflanzung. Forstw. Cbl. 99, 12 - 21.

Gross, K.; Pham, N. T., 1978: Verlauf des Xylem-Wasserpotentials und des Öffnungszustandes der Stomata von Nadeln junge Fichten (Picea abies (L.) Karst.) am Tage und in der Nacht bei unterschiedl. Wasserversorgung. Forstwiss. Centralbl. 97, 322 - 334.

Gross, K.; Pham - Nguyen, T.; Unger, H., 1980: Tägliche und saisonale Änderungen des Wasserpotentials und seiner Komponenten in den Kronen von Fichten unterschiedlichen Alters. Allg. Forst- u. J. Ztg. 151, 69 - 79.

Günther, K.-H., 1970: Schädigung von Waldbäumen durch Grundwasserentzug in Immissionsgebieten. Referat der VII. Internat. Arbeitstagung forstl. Rauchschadenssachverst. in Essen.

Gürth, P., 1970: Wachstum und Wasserhaushalt von Fichtenverschulpflanzen unterschiedlicher Qualität nach der Verpflanzung in das Freiland. Diss., Freiburg i. Br.

1970: Forstpflanzen und Kulturerfolg - eine Literaturübersicht. Allg. Forst.- u. J. Ztg. 141, 97 - 104.

Gussone, H. A., 1964: Faustzahlen für Düngung im Walde. BLV-Verlag, München.

v. Guttenberg, H.; Buhr, H., 1935: Studien über die Assimilation und Atmung mediterraner Macchiapflanzen während der Regen- und Trockenzeit. Planta 24, 163 - 265.

Härtel, O.; Eisenzopf, R., 1953: Zur Physiologie und Ökologie der kutikulären Wasseraufnahme durch Koniferennadeln. Zbl. f. d. ges. Forst- und Holzwirtschaft 72, 47-59.

Halbwachs, G., 1965: Physiologische Probleme der Vegetationsschädigung durch gasförmige Immissionen. Ber. dtsch. Bot. Ges. 84, 507.

1965: Untersuchungen über die Verteilung von Schadstoffen in Blättern. Vortrag anläßl. des Rauchschadensymposium v. 30.9. - 2.10.65 in Tharandt.

1970: Vergleichende Untersuchungen über die Wasserbewegung in gesunden und fluorgeschädigten Holzgewächsen. Cbl. f. d. Ges. Forstw. 87, 1 - 22.

1971: Die Symptomatologie forstlicher Rauchschäden bei Koniferen. Mitt. der Forstl. Bundes- Versuchsanstalt Wien, Heft 92, 33 - 56.

Halbwachs, G.; Kronberger, W., 1978: Das Verhalten F- und SO_2-resistenter Fichtenklone verschiedener Herkunft in einem Fluorrauchschadensgebiet. Vortrag anläßl. der Tagung forstl. Rauchschadenssachverständiger 1978.

Hallman, E.; Hari, P.; Räsänen, P. K; Smolander, H., 1978: The effect of planting shock on the transpiration, photosynthesis and height increment of Scots pine seedlings. Acta Forest. Fenn. 161, 1 - 26.

van Haut, H.; Stratmann, H., 1960: Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Schwefeldioxid auf die Vegetation. Forsch. ber. Land NRW 884, 1 - 63.

1967: - Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung von Stickstoffdioxid auf Pflanzen. Schriftenreihe der Landesanstalt für Immissions- und Bodennutzungsschutz des Landes NRW in Essen, H. 7, 50 - 70.

1970: - Farbtafelatlas über Schwefeldioxid-Wirkung an Pflanzen. - Verlag W. Girordet, Essen.

Havranek, W.; Tranquillini, W., 1972: Untersuchungen über den Versetzschock bei der Lärche. Wachstum und Wasserhaushalt nach dem Versetzen. Mitt. Forstl. Vers.-Anstalt Wien 96, 111 - 135.

Havranek, W., 1975: Wasserhaushalt und Zuwachs von Fichtenverschulpflanzen nach Versetzung zu verschiedenen Jahreszeiten. Centralbl. ges. Forstwes. 92, 9 - 25.

Heber, U.; Santarius, K. A., 1964: Die Ursachen der Frost- u. Trockenresistenz bei Pflanzen. Plant Physiol. 39, 712.

Heiling, A., 1933: Untersuchungen über den Einfluß gasförmiger Luftverunreinigungen auf die pflanzliche Transpiration nebst einigen Voruntersuchungen zur üblichen Methodik der Transpirationsbestimmung. Phytopathol. Z. 5, 435 - 492.

Heiß, G., 1980: Veränderungen der Wachsstrukturen im stomatären Bereich in Abhängigkeit vom Alter bei Picea abies Dipl.-Arbeit, Lehrstuhl f. Forstbotanik, München.

Hellkwist, J.; Parsby, J., 1976: The water relations of Pinus sylvestris, III. Diurnal and seasonal patterns of water potential. Physiol. Plant. 38, 61 - 68.

1977: Water relations of Pinus sylvestris. IV. Diurnal and seasonal patterns of water potential in pine trees from different latitudinal provenances. Physiol. Plant. 41, 211 - 216.

Hellmuth, E. O., 1969: Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia. II. Field physiology of Acacia craspedocarpa Muell. J. Ecol. 57, 613 - 634.

Henckel, P. A., 1954: Sur la résistance des plantes à la sécheresse et les moyens de la diagnostiquer et de l'angmenter. Acad. Sci. URSS, Essais Bot. Bd. 2, 436 - 456.

1964: Physiology of plants under drought. Ann. Rev. Plant Physiolog. Vol. 15, 363 - 385.

Henser, W., 1915: Untersuchungen über den anatomischen Bau des Weizenblattes je nach seiner Höhe des Standortes am Halme und unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. Kühn-Archiv 6, 391.

Hesmer, H., 1952: Anzucht und Anbau der Douglasie. Forstarchiv 23, 1 - 13.

Hickman, J. C., 1970: Seasonal course of xylem sap tension. Ecology 51, 1052 - 1056.

Hinckley, T. M.; Ritchie, G. A., 1970: Within - crown patterns of transpiration, water stress and stomatal activity in Abies amabilis. Forest Sci. 16, 490 - 492.

Huber, B., 1923: Transpiration in verschiedener Stammhöhe. I. Sequoia gigantea. Z. Bot. 15, 465 - 501.

1956: Die Saftströme der Pflanzen. Springer Verlag; Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Huber, B.; v. Jazewitsch, W., 1952: Aus der Praxis der Jahrring-analyse. Die klimatologische Auswertung von Jahrring-Kurven. AFZ 7, 233 - 235.

Hygen, G., 1951: Studies in plant transpiration I, II. Physiol. Plantarum (Copenh.) 4, 57.

Iljin, W. S., 1927: Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. Jb. wiss. Bot. 66, 947 - 964.

Il'kun, G. M.; Makhovskaya, M. A.; Tret'yak, N. P., 1978: Effect of mineral nutrition on the pollution resistance of urban tree plantings. Fiziologiya i Biokhimiya Kul'turnykh Rastenii 10, 199 - 203.

Jäger, H. J.; Klein, H., 1976: Modellversuche zum Einfluß der Nährstoffversorgung auf die SO_2-Empfindlichkeit von Pflanzen. Eur. J. For. Path. 6, 347 - 354.

Jensen, K. S., 1979: Sulfur dioxide affects growth of forest tree species. USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Delaware, Ohio 43015.

Juniper, M., 1970: The cuticles of plants. EA, London.

Kamp, H., 1930: Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. Jb. Bot. 72, 403.

Kalz, M., 1949: Sulfur dioxide in the atmosphere and its relation to plant life. Ind. Eng. Chem. 41, 2450.

Kaufmann, M. R., 1976: Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light and water stress. Plant Physiology 57, 898 - 901.

Kaul, R., 1969: Relations between Water Status and Yield of some Wheat Varieties. Z. Pflanzenzüchtung 62, Heft 2.

Kaul, R.; Crowle, W. L., 1974: An Index from Photosynthetic Parameters for Predicting Grain Yields of Drought -Stressed Wheat Cultivars. Z. Pflanzenzüchtung 71, 42 - 51.

Kausch, W.; Ehrig, H., 1959: Beziehungen zwischen Transpiration und Wurzelwerk. Planta. 53, 434 - 448.

Keller, H.; Mueller, J., 1958: Untersuchungen über den Einfluß von Schwefeldioxid auf den Gaswechsel von Forstpflanzen. Forstwiss. Forsch. 10, 38 - 63.

Keller, H., 1958: Beiträge zur Erfassung der durch schweflige Säure hervorgerufenen Rauchschäden an Nadelhölzern Forstwiss. Forsch. (Parey) 10, 5 - 63.

1976: Histologische und physiologische Untersuchungen an Forstpflanzen in einem Fluorschadensgebiet. Bericht Nr. 154 der Eid. Anst. f. d. forstl. Versuchsw Birmensdorf.

Keller, T., 1971 a: Der Einfluß der Stickstoffversorgung auf den Gaswechsel der Fichte. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 142, 89 - 93.

1971 b: Auswirkungen der Luftverunreinigungen auf die Vegetation. Städtehygiene 22, 130 - 136.

1973: Über die schädigende Wirkung des Fluors. Schweiz. Z. Forstwes. 124, 700 - 706.

1975: Zur Phytotoxizität von Fluorimmissionen für Holzarten. Mitt. Eidg. Anst. Forstl. Versuchsw. Zürich 51, 301 - 331.

1977: Der Einfluß von Fluorimmissionen auf die Nettoassimilation von Waldbaumarten. Mitt. d. Eidg. Anst. f. d. Forstl. Verswes. 53, 161 - 198.

1978: Einfluß niedriger SO_2-Konzentrationen auf die CO_2-Aufnahme von Fichte und Tanne. Photosynthetica 12^2(3), 316 - 322.

Keller, T.; Jäger, H.-J., 1980: Der Einfluß bodenbürtiger Sulfationen auf den Schwefelgehalt SO_2-begaster Assimilationsorgane von Waldbaumarten. Angew. Botanik 54, 77 - 89.

Kemmer, E.; Schulz, F., 1955: Das Frostproblem im Obstbau. München Bayer. Landw.-Verlag.

Kemmer, E.; Thiele, J., 1955: Forstresistenzprüfungen an keimender Kernobstsamen. Der Züchter 25, 57 - 60.

Kern, K. G.; Moll, W., 1960: Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 131, 97 - 116.

Kisi, Z., 1977: Differences in shoot desiccation resistance among five cultivars of Cryptomeria japonica. J. Jap. Forestry Soc. 59, 94 - 97.

Kisser, J.; Lehnert, J., 1955: Nachweis und Erkennung der bei der Aluminiumherstellung auftretenden Rauchschäden. Aluminium Ranshofen H. 1, 2, 17 - 18.

Kisser, J., 1966: Forstliche Rauchschäden aus der Sicht des Biologen. Mitt. Forstl. Bund. Vers.-Anst. Mariabrunn, 73, 7 - 46.

Klein, H.; Jäger, H.-J.; Steubing, L., 1974: Einfluß der Schwefel- und Stickstoffversorgung auf die SO_2-Empfindlichkeit von Pisum sativum. Angew. Botanik 48, 1 - 8.

Klemmer, L., 1969: Die Periodik des Radialzuwachses in einem Fichtenwald und deren meteorologische Steuerung. Münchner Universitäts-Schriften. Naturwiss. Fak., Wiss. Mitt. Nr. 17, 1 - 86.

Klepper, B., 1968: Diurnal pattern of water potential in woody plants. Plant Physiol. 43, 1931 - 1934.

Klute, A.; Peters, D. B., 1969: Water uptake and root growth. In Rood Growth, ed. W.F. Whittington. Butterworks, London. 105 - 132.

Knabe, W., 1976: Kenngröße für Immissionswirkungen und Standardisierung von Wirkungserhebungen an der Vegetation. Proceedings of XVI JUFRO World Congress, Oslo, Norway, Div. II, 564 - 578.

Knauf, T. A.; Bilan, M. V., 1974: Needle Variation in Loblolly pine from mesic and xeric sources. Forest. Sci. 30, 88 - 90.

Koch, W., 1957: Der Tagesgang der "Produktivität der Transpiration". Planta 48, 418 - 452.

Koon, K. B.; Dell, T. O., 1977: Effects of wrenching on drought avoidance of Douglas - fir seedlings. Tree planter's Notes 28 (2), 15 - 16.

Koskela, V., 1970: On the occurence of various damages on norway spruce, scots pine, silver birch and siberian larch in the forest fertilization experimental area in Kivisuo. Folia Forestalia 78, 1 - 25.

Kourssanov, A.; Blagoveschenski jr.; Kasakova, M., 1933: Sur l'influence de l'humidité du sol sur les phénoménes physiologiques et la composition chimique de la betterave à sucre. Bull. Soc. Nat. Moscou, Sér. Biol. 42, 171 - 198.

Kozlowski, Th. T.; Keller, Th., 1966: Food relations of woody plants Bot. Rev. 32, 293 - 382.

Kozyukina, Zh. T., 1971: Damage to woody plants caused by fumes from coke/coal-tar industry. Uch.Zap.Perm. Univ. Nr. 256, 191 - 196, russ., ref. in For. Abstracts 1972, Nr. 2698.

Kraft, M., 1944: Die Atmung dürreempfindlicher und dürreresistente Getreidesorten bei verschiedener Wasserversorgung. Diss. Darmstadt.

Kral, F., 1965: Physiologische Frühtestversuche an Herkünften der Grünen Douglasie. Cbl. Ges. Forstwesen 82, 129 - 149.

1966: Der osmotische Wert des Nadelpreßsaftes von Lärchenherkünften als Mittel zur Frühdiagnose ihrer Trockenresistenz. Forstpflanzen-Forstsamen 1966, Heft 4.

1967: Inter- und intrapopulationsgenetische Frühtestuntersuchungen an Douglasien - Provenienzen. Cbl. Ges. Forstwes. 84, 182 - 206.

Kramer, P. J., 1963: Water stress and plant growth. Agron. J. 55, 31 - 35.

1969: Plant and soil water relationships: A modern synthesis. Mc-Graw-Hill. New York 1969, 482 pp.

Krauss, H., 1966: Düngeversuche in rauchgeschädigten Kiefernbeständen der Dübener Heide. Arch. Forstwes. 15, 1145 - 1163.

Kreeb, K., 1957: Hydratur und Ertrag. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 70, 121 - 136.

1971: Ökophysiologie natürlicher Stresseinwirkungen Ber. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 84, 485 - 496.

Kröner, H., 1952: Untersuchungen über den Einfluß des Dürrejahres 1947 auf Längen- und Dickenwachstum unserer Waldbäume. Diss. München.

Kronberger, W., 1980: Die Ab- und Auswaschung von Fluorid als Mechanismus zur Verringerung der Fluorakkumulation in Nadeln und Blättern. Vortrag zur XI. Int. Arbeitstagung forstl. Rauchschadenssachverständig Graz 1980.

Kronberger, W.; Halbwachs, G.; Richter, H., 1978: Fluortranslokation in Picea abies (L.) Karsten. Angew. Botanik 52, 149 - 154.

Krüger, K. W., 1967: Nitrogen phosphorus and carbohydrate in expandig one year-old Douglas-Fir shoots. For. Sci. Washington 13, 352 - 364.

Krusche, D.; Melchior, G. H., 1976: Unterlagenwahl als Mittel zur Beeinflussung der Blüte und des Samenertrages bei Fichte. Silv. gen. 25, 216 - 222.

Künstle, E.; Mitscherlich, G., 1970: Assimilations- u. Transpirationsmessungen in einem Stangenholz. Allg. Forst.- u. J.-Ztg. 141, 89 - 94.

Künstle, E.; Ullrich, C. H., 1976: Vergleichende Gaswechselmessungen an der Gemeinen Kiefer (Pinus silvestris L.) und Schwarzkiefer (Pinus nigra Arn.) unter den Extrembedingungen des Sommers 1975 im oberrheinischen Trockengebiet. Allg. Forst.- u. Jagd-Ztg. 147, 65 - 68.

Lampadius, F.; Häussler, D., 1962: Therapie gegen Rauchschäden durch Düngung. Untersuchung der Düngewirkung auf rauchbeeinflußte Fichten. Wiss. Zeitschr. d. TU Dresden, 11, 1417 - 1424.

Lange, O. L.; Koch, W.; Schulze, E. D., 1969: CO_2-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 82, 39 - 62.

Larcher, W., 1957: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. Veröff. Ferdinandeum Innsbruck 37, 49 - 81.

1963: Zur Frage des Zusammenhanges zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. Protoplasma 57, 569 - 587.

Larcher, W.; Mair, B., 1969: Die Temperaturresistenz als ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal: 1. Quercus ilex und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes. Ecol. Plant. Ganthier-Villars, IV, 347 - 376.

Larsen, J. B., 1976: Frostresistenz der Douglasie. Dissertation, Göttingen.

1978: Die Klimaresistenz der Abies grandis (Dougl.) Lindl. Silvae Genetica 27, Heft 3 - 4.

Lebedincev, E., 1930: Untersuchungen über die wasserbindende Kraft der Pflanzen im Zusammenhang mit ihrer Dürre- und Kälteresistenz. Protoplasma 10, 53 - 81.

Leibundgut, H., 1965: Zur Trockenresistenz von Lärchenkeimlingen. Schweiz. Zschr. f. Forstw. 116, 151 - 152.

Lendzian, K. J.; Ziegler, H., 1980: Die Permeabilität der pflanzlichen Kutikula für Gase und Schadstoffe. Vortrag zur XI. Int. Arbeitstagung forstl. Rauchschadenssachverständiger Graz 1980.

Leone, J. A.; Brennan, E., 1972: Sulfur nutrition as it contributes to the suspectibility of tobacco and tomata to SO_2-injury. Atmosph. Environm. 6, 259 - 266.

1972: Modification of SO_2-injury to tobacco and tomato by varying nitrogen and sulfur nutrition. J. Air Poll. Contr. Ass. 22, 544 - 547.

Levitt, J., 1951: Frost, drought and heat resistance. Annual Rev. Plant. Physiol. 2, 245 - 268.

1972: Responses of plants to environmental stresses. Academic press. New York and London.

Lewis, F. J., 1948: Water movements in leaves. Disc. Far. Soc. 3, 159 - 162.

Leyton, L., 1956: The relationship between the growth and mineral composition of the foliage of Japanese larch (Larix leptolepis, Murr.), Plant and Soil 7, 167 - 177.

Leyton, L.; Juniper, B. E., 1963: Cuticle structure and water relations of pine needles. Nature 198, 770 - 771.

Linser, H.; Herwig, K., 1968: Zusammenhänge zwischen Bewindung, Transpiration und Nährstofftransport bei Lein unter besonderer Berücksichtigung einer variierten Wassergabe und Kalidüngung. Kali-Briefe, Fachgeb. 2, 2. Folge.

Lösch, R., 1978: Veränderungen im stomatären Kaliumgehalt bei Änderungen von Luftfeuchte und Umgebungstemperatur. Ber. Dt. Bot. Ges. 91, 645 - 656.

Lopushinsky, W., 1969: Stomatal closure in conifer seedlings in response to leaf moisture stress. Bot. Gaz. 130, 258 - 263.

Lovelock, J. E., 1954: Physical instability and thermal shock in red cells. Nature 173, 659 - 661.

v. Lüpke, B., 1972: Einfluß des Verpflanzens auf das Wachstum junger Fichten und Douglasien mit unterschiedlicher Wurzelmasse. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 143, 124 - 132.

1973 a: Wachstum junger Fichten in Abhängigkeit von ihrem Frischezustand vor der Pflanzung. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 144, 141 - 146.

v. Lüpke, B., 1973 b: Wasserhaushalt junger Fichten nach dem Verpflanzen, Forstw. Cbl. 92, 311 - 327.

1979: Wasserhaushalt und Trockensubstanzproduktion bei Douglasien nach dem Verpflanzen. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 150, 78 - 82.

MacDougal, D. T., 1925: Reversible variations in volume, pressure and movements of sap in trees. Carnegie Inst. Publ. Nr. 365. Washington.

Marcet, E., 1971: Versuche zur Dürreresistenz inneralpiner Trockentannen (Abies alba Mill.) 1. Mitteilung Schweiz. Ztschr. f. Forstwesen 122, 117 - 135.

Marschner, H., 1969: Aufnahme und Transport der Mineralstoffe bei höheren Pflanzen. Landw. Forschung. Sonderheft 23/1, 40 - 52.

Martin, J. T.; Juniper, B. E., 1970: The Cuticles of Plants. -EA, London.

Materna, J.; Kohout, R., 1963: Die Absorption des Schwefeldioxids durch die Fichte. Die Naturwissenschaften 50, 407.

1967: Stickstoffdüngung und SO_2-Aufnahme durch Fichtennadeln. Naturwissen. 54, 351.

Maximow, N. A., 1929: The plant in relation to water. London: Allen a. Unwin.

McCune, D. C.; Hitchcock, A. E.; Weinstein, L. H., 1966: Effect of mineral nutrition on the growth and sensitivity of gladiolus to hydrogen fluoride. Contrib. Boyce Thompson Inst. 22, 295 - 299.

Maier-Mercker, U., 1979: "Peristomatal Transpiration" and Stomatal Movement: A Controversial View.
I. Additional Proof of Peristomatal Transpiration by Hygrophotography and a Comprehensive Discussion in the light of Recent Results. Z. Pflanzenphysiologie 91, 25 - 43.
II. Observation of Stomatal Movements under Different Conditions of Water Supply and Demand. z. Pflanzenphysiologie 91, 157 - 172.
III. Visible Effects of Peristomatal Transpiration on the Epidermis. Z. Pflanzenphysiologie 91, 225 - 238.
IV. Ion Accumulation by Peristomatal Transpiration. Z. Pflanzenphysiologie 91, 239 - 254.

Melchior, G. H., 1979: Die Unterlage beeinflußt das Überleben von Fichtenpfropflingen. Vortrag anl. der Tagung der Arge für Forstgenetik u. Forstpfl.-Zücht. in Wien, Sept. 1979.

Mengel, K., 1968 u. 1979: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer-Verlag; Stutgart - New York.

Merkel, D., 1973: Der Einfluß des NO_3 : NH_4-Verhältnisses in der Nährlösung auf den Ertrag und die Gehalte an organischen und anorganischen Ionen von Tomatenpflanzen. Z.Pfl.-ernährung., Düngg., Bodenkde. 134, 236 - 246.

Michael, G., 1966: Untersuchungen über die winterliche Dürreresistenz einiger immergrüner Gehölze im Hinblick auf eine Frosttrocknisgefahr. Flora, Abt. B, 156, 350 - 372.

1969: Eine Methode zur Bestimmung der Spaltöffnungsweite von Koniferen. Flora, A, 159, 559 - 561.

Middelton, J. T., 1956: Response of plants to air pollution. J. Air Poll. Control Assoc. 6, 7 - 9.

Migahid, A. M., 1938/1945: Bindung of water in relation to drought resistance. Bull. Fac. Sci. Fonad Ist. Uni. 18 und 25, 83.

Mitscherlich, G., 1970: Wald, Wachstum und Umwelt, Band 1: Form und Wachstum von Baum und Bestand. Frankfurt a.M

Molisch, H., 1912: Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Z. Bot. 4, 106 - 122.

Mothes, K., 1932: Ernährung, Struktur und Transpiration, Biol. Zbl. 52, 193 - 223.

Mráz, K., 1979: Die Bedeutung der Bodenfeuchtigkeit für die Produtkionsleistung von Fichtenbeständen im Hügelland (tschech.). Práce VULHM. Jiloviště - Strnady 55, 7-20.

Müller-Stoll, W. R., 1947: Der Einfluß der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. Planta 35, 225 - 251.

Müller-Stoll, H., 1951: Vergleichende Untersuchungen über die Abhängigkeit der Jahrringfolge von Holzart, Standort und Klima. Bibliotheca Botanica 122.

Mullin, R. E., 1963: Planting Check in Spruce (Picea glauca). The Forestry Chronicle 39, 252 - 259.

Murawski, H., 1962:Probleme und Aussichten bei der Züchtung frostresistenter Obstsorten. D.A.L. Sitzungsbericht 11, 39 - 59.

1968: 40 Jahre Obstzüchtung in Müncheberg. Arch. Gartenbau 16, 400 - 430.

Napp-Zinn, K., 1966: Anatomie des Blattes. I. Blattanatomie der Gymmospermen. Gebrüder Borntraeger, Berlin - Nikolassee.

Naylor, A. W., 1971: Water deficits and nitrogen metabolism. In "Water Deficits and plant growth", v. Kozlowski, T. T. Academic Press , Bd. III.

Neger, F.; Lakon, G., 1914: Studien über den Einfluß von Abgasen auf die Lebensfunktion der Bäume. Mitt. sächs. forstl. Vers. Anst. Tharandt 1, 177 - 233.

Neger, F. W.; Fuchs, J., 1915: Untersuchungen über den Nadelfall bei Koniferen. Jb. wiss. Bot. 55, 608 - 660.

Newton, R.; Martin, W. M., 1930: Physico-Chemical studies on the nature of drought resistance in crop plants. Canad. J. Res. 3, 336 - 427.

Olsen, R. A., 1957: Absorption of sulfur dioxide from the atmosphere by cotton plants. Soil Sci. 84, 107 - 111.

Oppenheimer, H., 1932: Über die Zuverlässigkeit und Anwendungsgrenzen der üblichen Methoden zur Bestimmung der osmotischen Konzentration pflanzlicher Zellsäfte. Planta 16, 3.

1932: Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. Dt. Bot. Ges. 50 A, 185 - 245.

1962: Zur Kenntnis kritischer Wasser-Sättigungsdefizite in Blättern und ihrer Bestimmung. Planta (Berl.) 60, 51 - 59.

Oppenheimer, H.; Engelberg, E., 1965: Mesure du degré d'ouverture des stomates de' conifères méthodes anciennes et modernes. Proc. Montpellier Symp., Paris, 317 - 323.

Orlov, A. Y.; Abaturov, Y. D.; Matveeva, A., 1974 a: The condition of Scots Pine after the 1972 drought in young plantations in the SE of the Moscow region. (russ.) Lesovedenie 6, 35 - 45.

Orlov, A. Y; Abaturov, Y. D.; Bogatryrev, Y. G., 1974 b: Effect of the drought on young Scots Pine plantations in the SE of the Moscow region. (russ.), Otdel. Biologicheskiĭ 79, 138 - 143.

van der Paauw, F., 1949: Water relations of oats with special attention to the influence of periods of drought. Plant a. Soil 1, 303 - 341.

Parker, J., 1968: Drought resistance mechanismus. In: T. T. Kozlowski: Water deficits and plant growth. I. 195 - 229. Academic Press, New York, Londres.

Parviainen, J., 1979: Einfluß des Verpflanzens und des Wurzelschnittes auf dan Tagesverlauf des Xylemwasserpotentials bei Fichtenpflanzen. Forstarchiv 1979, 148 - 153.

Pavlik, A., 1965: Beiträge zur Resistenzzüchtung der Fichte und Kiefer gegenüber verunreinigter Luft. Diss., München.

Pelz, E., 1962: Untersuchungen über die individuelle Rauchhärte von Fichten. Wiss. Z. TU Dresden 11, 595 - 600.

Pelz, E.; Materna, J., 1964: Beiträge zum Problem der individuellen Rauchhärte von Fichte. Arch. Forstwes. 13, 177 - 210.

Pelz, E.; Temmlová, B.; Tesař, V., 1966: Die Nadelfarbe von Fichten als Hilfsmittel bei Rauchschadensuntersuchungen. Biolog. Zentralbl. 85, 325 - 344.

Pereira, J. S.; Kozlowski, T. T., 1976: Diurnal and seasonal changes in water balance of Abies balsamea and Pinus resinosa. Oecol. Plant. 11, 397 - 412.

1977: Water relations and drought resistance of young Pinus banksiana and P. resinosa plantation trees. Canad. J. For. Res. 7, 132 - 137.

Pfleiderer, H., 1933: Kritische Untersuchungen zur Methodik der Transpirationsbestimmung an abgeschnittenen Sprossen. Z. Bot. 26, 306.

Pharis, R. P.; Kramer, P. J., 1964: The effects of nitrogen and drought on loblolly pine seedlings. I. Growth and composition. Forest Sci. 10, 143 - 150.

Philip, J. R., 1966: Plant Water Relations: Some Physical Aspects. Ann. Rev. Plant Physiol. 17, 245 - 268.

Pisek, A.; Cartellieri, E., 1932: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. II. Jb. wiss. Bot. 75, 643.

Pisek, A.; Berger, E., 1938: Kutikuläre Transpiration und Trockenresistenz isolierter Sprosse und Blätter. Planta (Berl.) 28, 124 - 155.

Pisek, A.; Tranquillini, W., 1951: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (Picea excelsa) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. Physiol. Plant. 4, 1 - 27.

Pisek, A.; Winkler, E., 1953: Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. Planta 42, 253 - 278.

Pisek, A.; Larcher, W., 1954: Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünen. Protopl. 44, 30 - 46.

Polster, H.; Fuchs, S., 1960: Der Einfluß intermittierender Belichtung auf die Transpiration und Assimilation von Fichte und Lärche bei Dürrebelastung. Biol. Zbl. 79, 465 - 480.

Polster, H.; Weise, G.; Neuwirth, G., 1961: Fortschritte in der Verwendung von URAS-Geräten zu Laboratoriums- und Freilandmessungen des CO_2-Stoffwechsels und der Transpiration. Biolog. Beiträge 1, 105 - 118.

Polster, H.; Börtitz, S.; Vogl, M., 1965: Pflanzenphysiologische Untersuchungen im Dienste der Züchtung von Koniferen auf Rauchresistenz. Soz. Forstw. 15, 368 - 370.

Rahte, R., 1959: Frost- und Schadensverhütung in Forstbaumschulen. AFZ 14, 93 - 99.

Ranft, H., 1970: Auswirkung einer NK-Düngung auf den Gesundheitszustand von Rauchschadbeständen. Arch. Forstwes. 19, 1259 - 1268.

1973: Versuchsergebnisse zur Auswirkung der mineralischen Düngung auf den Gesundheitszustand von Rauchschadbeständen. Beiträge f. d. Forstwirtschaft 1973, 66 - 68.

Raschke, K., 1975: Stomatal action. Ann. Rev. Plant Physiol. 26, 309 - 340.

1979: Movements of stomata. In "Encyclopedia of plant physiology", Bd. 7.

Raschke, K.; Fellows, M. P., 1971: Stomatal Movement in Zea mays: shuttle of potassium and chloride between guard cells and subsiduary cells. Planta 101, 296 - 316.

Rea, M. W., 1921: Stomata and hydathodes in Campanula rotundifolia, L., and their relation to environment. New Phytologist. 20, 56.

Reuther, G., 1975: Physiologische Kriterien der Klimaresistenz als sortenspezifische Merkmale. Angew. Botanik 49, 75 - 91.

Richter, E., 1952: Über den Einfluß von Umweltbedingungen auf morphologische Struktur und physiologisches Verhalten von Getreidesorten verschiedener Dürreresistenzgrade. Diss., Jena.

Richter, H.; Halbwachs, G.; Holzner, W., 1972: Saugspannungsmessungen in der Krone eines Mammutbaumes (Sequoiadendron giganteum). Flora 161, 401 - 420.

Richter, H., 1974: Erhöhte Saugspannungswerte und morphologische Veränderungen durch transversable Einschnitte in einem Taxus-Stamm. Flora 163, 291 - 309.

Ritchie, G. A.; Hinckley, T. M., 1971: Evidence for error in pressure-bomb estimates of stem xylem potentials. Ecol. 52, 534 - 536.

1976: The Pressure Chamber as an Instrument for Ecological Presearch. In: MACFADVEN, A. (Ed): Advances in Ecological Research 9, 165 - 254, London.

Rohmeder, E.; Schönbach, H., 1959: Genetik und Züchtung der Waldbäume. Paul Parey-Verlag, Hamburg und Berlin.

Rohmeder, E.; v. Schönborn, A., 1965: Der Einfluß von Umwelt und Erbgut auf die Widerstandsfähigkeit der Waldbäume gegenüber Luftverunreinigung durch Industrieabgase. Forstwiss. Cbl. 84, 1 - 13.

Rohmeder, E.; Bleymüller, H., 1970: Wassergehalt und Austrocknungsverhalten verschiedener Fichtenherkünfte (unveröffentlicht). Lehrstuhl für Forstpfl.-Zücht. und Immissionsforschung, Uni. München.

Rossa, M. L.; Larsen, J. B., 1980: Die winterlichen Austrocknungsraten verschiedener Herkünfte der Douglasie (Pseudotsuga menziesii) und deren Abhängigkeit von der Ausbildung der Cutikula und der Spaltöffnungstiefe. Allg. Forst- u. J.Ztg. 151, 137 - 147.

Ruetz, W. F., 1976: Zur Schätzung des Anwuchserfolges bei Fichte durch Wasserpotentialmessungen. Allg. Forstzeitschrift 31, 845 - 846.

Rutter, A. J., 1957: Studies in the growth of young plants of Pinus sylvestris. Arm. Bot. Washington 21, 399 - 426.

Rutter, A. J.; Sands, K., 1958: The relation of leaf water deficit to soil moisture tension in Pinus sylvestris. New Phytol. 57, 50 - 65.

Rywosch, S., 1925: Über die Beziehungen zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und dem Bau des Blattes. Ber. dtsch. bot. Ges. 43, 67.

Salisbury, E. J., 1927: On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to the woodland. flora. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. 216, 1.

Santarius, K. A., 1966: Die Abhängigkeit der Hill-Reaktion und der Photophosphorylierung vom Wassergehalt und ihre Bedeutung für die Trocken- und Frostresistenz der Pflanzen. Vortrag, Bot. Tagung in Frankfurt/M. am 9.9.66 .

1967 a: Die Ursachen der Frost- und Trockenresistenz bei Pflanzen. Umschau 1967, Heft 12.

1967 b: Das Verhalten von CO_2-Assimilation, NADP- und PGS-Reduktion und ATP-Synthese intakter Blattzellen in Abhängigkeit vom Wassergehalt. Planta 73, 228 - 242.

Schairer, E.; Moosmayer, H. U., 1958: Ein Düngungsversuch an Douglasie. AFZ 13, 143 - 146.

Scheibe, A., 1927: Morphologisch-physiologische Untersuchungen über die Transpirationsverhältnisse bei der Gattung Triticum und deren Auswertung für Pflanzenzüchtung und Kulturökologie, Angew. Bot. 9, 109.

Schmidt, O., 1936/37: Die Mineralstoffaufnahme der höheren Pflanze als Funktion einer Wechselbeziehung zwischen inneren und äußeren Faktoren. Z. Bot. 30, 289 - 334.

Schmidt-Vogt, H., 1975: Morphologische und physiologische Eigenschaften von Pflanzen. Forstw. Cbl. 94, 19 - 28.

1976: Die Fichte. Band I. Paul-Parey-Verlag, Hamburg und Berlin.

v. Schönborn, A.; Braun, G.; Weber, E., 1977: Zur Feststellung und Bewertung von Waldschäden durch Immissionen. Forschungsbericht 32, der Forstlichen Forschungsanstalt München.

Schönherr, J., 1976: Water permeability of cuticular membranes. Ecological Studies 19, Water and Plant live 148.

Scholander, P. F.; Hammel, H. T.; Bradstreet, E. D.; Hemmingsen, E. A., 1965: Sap pressure in vascular plants. Science 148, 339 - 346.

Schopmeyer, C. S., 1939: Transpiration and physico-chemical properties of leaves as related to drought resistance in loblolly pine and short-leaf pine. Plant. Physiol. 14, 447 - 462.

Schütt, P.; Lang, K.-J.; Margait, D., 1970: Ein Schnelltest zur Ermittlung der individuellen SO_2-Empfindlichkeit bei Kiefern. Forstw. Cbl. 89, 153 - 161.

Schütt, P.; Schuck, H. J., 1972: Zusammenhänge zwischen Rauchhärte und Cuticularwachsten bei Koniferen. Mitt. FDVA Wien 97/II, 399.

Schwerdtfeger, F., 1970: Die Waldkrankheiten. Verlag Paul Parey - Hamburg und Berlin.

v. Seckendorff, A., 1881: Beiträge zur Kenntnis der Schwarzföhre. Mitt. aus dem forstl. Versuchswesen Oesterreichs. Heft VII, Wien.

Setterstrom, C.; Zimmermann, W.; Crocker, W., 1938: Effect of low concentrations of SO_2 on yield of alfalfa and cruciferae. Contrib. Boyce Thompson Inst. 9, 1938, 179 - 198.

Setterstrom, C.; Zimmermann, P. W., 1939: Factors influencing suspectibility of plants to sulphur dioxide injury. Contrib. Boyce Thompson Inst., 10, 155 - 181.

Shields, L. M., 1950: Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. Bot. Review. 16, 399 - 447.

Shirk, H. G.; Appleman, C. O., 1940: Oxygen respiration in wheat grain in relation to freezable water. Amer. J. Bot. 27, 613 - 619.

Shkolnik, M. Y.; Bozhenko, V. P., 1974: Microelements influence on drought-resistance and physiological processes, determining plant adaption to drought. Agrochimica, Pisa 18, 473 - 481.

Simonis, W., 1948: CO_2-Assimilation und Xeromorphie von Hochmoorpflanzen in Abhängigkeit vom Wasser- und Stickstoffgehalt des Bodens. Biol. Zbl. 67, 77 - 83.

1952: Untersuchungen zum Dürreeffekt. I. Morphologischer Struktur, Wasserhaushalt, Atmung und Photosynthese feucht- und trockengezogener Pflanzen. Planta 40, 313 - 332.

Simonis, W.; Werk, O., 1958: Untersuchungen zum Dürreeffekt. 3. Mitteilung. Über den Kalium- und Calciumanteil in verschiedenen Blattfraktionen bei feucht- und trockengezogenen Pflanzen von Vicia faba. Flora 146, 493 - 511.

Sinz, R., 1970: Eine Modellvorstellung zum pflanzlichen Redoxpotential und ihre experimentelle Überprüfung an virösen Kartoffelknollen. Arch. Pfl.-Schutz 6, 399 - 414.

Skazkine, F. D., 1954: La résistance des céréales au manque d'eau daus le sol durant différents périodes de leur développement. (Sur la physiologie des céréales en rapport avec leur résistance à la sécheresse.) Acad. Sci. URSS, Essais Bot. 2, 751 - 762.

Slatyer, R. O., 1957: The influence of progressive increase in total soil moisture stress on transpiration growth, and internal water relationships in plants. Austral. J. Biol. Sci. 10, 320 - 336.

1967: Plant-water relationships. Academic Press, London.

Smithberg, M. H.; Weiser, C. J., 1968: Patterns of variation among climatic races of red osier dogwood. Ecology 49, 495 - 505.

Spedding, D. J., 1969: Uptake of sulphur dioxide by barley leaves at low sulphur dioxide concentrations. Nature 224, 1229.

Stålfelt, M. G., 1926: Die Abhängigkeit der stomatären Diffusionskapazität von der Exposition der Objekte. Kungl. Sven. Vet. Akad. Handling. Ser. 3, 2, 3 - 36.

1929: Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. Planta 8, 287.

1932: Der stomatäre Regulator der pflanzlichen Transpiration. Planta 17, 22.

1935: Die Transpiration und Kohlensäureassimilation bei Blättern und Stroh des Hafers. Angew. Bot. 17, 157.

1956 a: Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie III, 351. Berlin-Göttingen-Heidelberg.

1956 b: Methoden zur Ermittlung des Öffnungszustandes der Stomata. In: Ruhland, W., Hdb. Pflanzenphysiologie III, 358 - 362.

Stephan, K., 1968: Die Beeinflussung des Gesamtschwefelgehaltes von Fichtennadeln durch Düngung. Vortrag anläßl. des Symposiums über den Einfluß von Luftverunreinigungen auf Pflanzen und Tiere, Wageningen 1968.

1971: Chemische Nadelanalyse (Schadstoffbestimmung). Mitt. Forstl. Bundesvers.-Anst. Wien, H. 92, 84 - 102.

Steineck, O., 1962: Untersuchungen mit der Wechsellösungskultur über spezifische Wirkungen der Nährstoffe Stickstoff und Kali auf das Pflanzenwachstum. Die Bodenkultur 13, 249 - 267.

1963 a: Die Wirkung der Nährstoffe N und K auf das Wachstum von Tradescantia (Zebrina pendula Schnitzl.) bei konstantem Angebot. Die Bodenkultur 14, 135 - 152.

Steineck, O., 1963 b: Neue Erkenntnisse über Nährstoffwirkungen bei Pflanzen. Der Förderungsdienst 11, Heft 3.

1963 c: Die spezifische Wirkung des Nährstoffes Kali auf das Wachstum der Pflanze. Kali-Briefe, Fachgeb. 2, 5. Folge.

Steubing, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Stocker, M., 1947: Probleme der pflanzlichen Dürreresistenz. Naturwiss. 34, 362 - 371.

1948: Beiträge zu einer Theorie der Dürreresistenz. Planta 35, 445 - 466.

1954: Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. Ber. Detsch. Bot. Ges. 67, 289 - 299.

1956 a: Die Dürreresistenz. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie v. W. Ruhland, Band III. Pflanze und Wasser, Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg

1956 b: Die Abhängigkeit der Transpiration von den Umweltfaktoren. Handb. der Pflanzenphysiologie III, 436 - 488, Berlin.

1956 c: Meßmethoden der Transpiration. Hdb. Pflanzenphysiologie III, 293 - 311, Berlin.

1970: Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. I. Regengrüne und immergrüne Bäume. Flora 159, 539 - 572.

Stocking, C. R., 1956: Guttation and bleeding. In: Ruhland W., Handbuch der Pflanzenphysiologie III. Springer-Verlag. Berlin-Göttingen -Heidelberg.

Stransky, J. L.; Wilson, D. R., 1964: Terminal elongation of loblolly and short leaf pine seedlings under soil moisture stress. Proceedings, Soil science society of America, 28, 439 - 440.

Suketa, Y.; Yamamoto, T., 1971: Effect of atmospheric fluoride on plant metabolism. Air. Poll. Abstr. 2, 10; 119 (APTIC, 31124).

Tadros, T. M., 1947/48: A prelimuiary investigation of assimilation, respiration and physicochemical properties of Zygophylluno coccineum in relation to soil moisture. Bull. Inst. Egypte 30, 163 - 181.

Tesař, V.; Temmlová, B., 1971: Die Benadelung des Baumes als Kriterium für die Beurteilung des Standes von Fichtenbeständen im Immissionsgebiet (tschech.) Lesnictvi 17, 11.

Tesha, A. J.; Kumar, D., 1978: Effect of Fertilizer Nitrogen on Drought Resistance in Coffea arabica L. J. Agrar. Sci. 90 (3), 625 - 631.

Themlitz, R., 1965: Zur Nährstoffwanderung in einem Heideboden und Auswirkung insb. einer Kalidüngung auf das Wachstum und den Nährstoffgehalt von Jungtrieben einer 8jährigen Kiefernkultur (Pin. sylv.) Allg. Forst- u. J.-Ztg. 136, 77 - 84.

Thomas, M. D.; Hendricks, R. H.; Collier, T. R.; Hill, G. R., 1943: The utilization of sulphate and sulphur dioxide for the sulphur nutritions of alfalfa. Plant Physiol. 18, 345 - 371.

Thomas, M. D., 1950: Sulphur metabolism of plants. Effect of sulphur dioxide on vegetation. Ind. Eng. Chem. 42, 2231.

1964: Auswirkungen der Luftverunreinigung auf Pflanzen. In: Die Verunreinigung der Luft. Hsg. WHO; 229 - 277. Weinheim Chemie.

Tranquillini, W., 1965: Über den Zusammenhang zwischen Entwicklungszustand und Dürreresistenz junger Zirben (Pinus cembra L.) im Pflanzgarten. Mitt. d. Forstl. Bundesvers.-Anst. Mariabrunn, Heft 66, 241 - 271.

Tranquillini, W.; Unterholzner, R., 1968: Dürreresistenz und Anpflanzungserfolg von Junglärchen verschiedenen Entwicklungszustandes. Cbl. f. d. ges. Forstw. 85. 97 - 110.

Treshow, M.; Pack, M. R., 1970: Fluoride. In: Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation: A Pictorial Atlas: D1 - D6 - APCA Pittsburgh, Pennsylvania.

Tumanow, J. J., 1927: Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürreresistenz. Planta 3, 391 - 480.

Tzschacksch, O.; Vogl, M.; Thümmler, K., 1969: Vorselektion geeigneter Provenienzen von Pinus contorta Douglas für den Anbau in den Rauchschadgebieten des oberen Erzgebirges. Arch. Forstwes. 18, 979-982.

Ullrich, H.; Heber, H., 1958: Über das Denaturieren pflanzlicher Eiweiße durch Ausfrieren und seine Verhinderung. Planta 51, 399 - 413.

Vinš, B., 1961: Störungen der Jahresringbildung durch Rauchschäden. Naturwissenschaften 48, 484 - 485.

1964: Ergebnisse der Zuwachsuntersuchungen in Rauchschadensgebieten. Vortrag anläßl. der IV. Internationalen Tagung forstl. Rauchschadenssachverständiger, Wien, 14.-17.9.1964.

Vogl, M., 1964: Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadensforschung. 2. Mitt.: Vergleichende quantitative Messungen der SO_2- und CO_2-Absorption von Kiefernnadeln bis künstlicher Schwefeldioxidbegasung. Biol. Zbl. 83, 587 - 594.

Vogl, M.; Börtitz, S.; Polster, H., 1965: Physiologische u. biochemische Beiträge zur Rauchschadensforschung. 6. Mitt. Biol. Zbl. 84, 136 - 167.

Vogl, M.; Börtitz, S., 1965: Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadensforschung. 10. Mitt.: Untersuchungen zur individuellen Rauchhörte an chronisch geschädigten Kiefern in einem Rauchschadensgebiet. Arch. Forstwes. 18, 61 - 76.

Waggoner, P. E.; Turner, N. G., 1971: Transpiration and its control by stomata in a pine forest. Bull. Conn. Agr. Exp. Sta., 726, 1 - 87.

Walter, H., 1926: Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel. Das Xerophytenproblem in kausalphysiologischer Betrachtung. Naturwissenschaft und Landwirtschaft, Heft 9, Freising und München.

1940: Die Jahresringe der Bäume als Mittel zur Feststellung der Niederschlagsverhältnisse in der Vergangenheit, insb. in Deutsch-Südwestafrika. Die Naturwissen. 28, 607.

1960: Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Teil. Standortslehre Stuttgart.

Walter, H.; Kreeb, K., 1970: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung. Springer, Wien-New York.

Waring, R. H.; Cleary, B.D., 1967: Plant moisture stress: evaluation by pressure bomb. Science 155, 1248 - 1254.

Waring, R. H., 1970: Die Messung des Wasserpotentials mit der Scholander-Methode und ihre Bedeutung für die Forstwissenschaft. Forstw. Cbl. 89, 195 - 200.

Weck, J., 1948: Untersuchungen zur Korrelation zwischen Niederschlagsverhältnissen und Baumzuwachs. Zeitschr. f. Weltforstw. 12, 121 - 128.

Weigl, J.; Ziegler, H., 1962: Die räumliche Verteilung von ^{35}S und die Art der markierten Verbindungen in Spinatblättern nach Begasung mit $^{35}SO_2$. Planta 58, 435.

Weigel, H. J.; Jäger, H.-J, 1980: Physiologische Aspekte der unterschiedlichen SO_2-Empfindlichkeit bei Pflanzen. Vortrag zur XI. Int. Arbeitstagung forstl. Rauchschadenssachverständiger Graz 1980.

Weise, G., 1961: Untersuchungen über den Einfluß von Kältebelastungen auf die physiologische Aktivität von Forstgewächsen. Biol. Zbl. 80, 137 - 166.

Weise, G.; Börtitz,S., 1964: Biochemische und gasstoffwechselphysiologische Untersuchungen an Fichte und Omorikafichte nach Dürrebelastungen unter standardisierten Bedingungen. Biol. Zbl. 83, 19 - 25.

Weise, G.; Fuchs, S., 1964; Die Sistierung der Nettoassimilation und ihre Beziehung zur Dürreresistenz. Biol. Zbl. 83, 625 - 631.

Weismann, O., 1938: Eine theoretische und experimentelle Kritik der "Bound-water-Theorie". Protoplasma 37, 27 - 68.

Wellenhofer, W., 1948: Untersuchungen über die Ursache der Eichenjahrringschwankungen und Aufstellung einer langjährigen Spessarteichen-Jahrringchronologie. Diss., München.

Wentzel, K.-F., 1969: Tabellen über Empfindlichkeit und Resistenzunterschiede von Pflanzen gegenüber Luftverunreinigung und Auftausalzen. In: Air Pollution Proc. of the First European Congress, Wageningen 1968.

Werk, O., 1954: Untersuchungen zum Dürreeffekt. 2. Mitt.: Über den Kalium-Calciumgehalt feucht- und trockengezogener Pflanzen. Flora 141, 132.

Wetmore, R. H., 1926: Organization and significance of lenticels in dicotyledons. I, II. Bot. Gaz. 82, 71 - 88, 113 - 131.

Wiedemann, E., 1925: Zuwachsrückgang und Zuwachsstockungen der Fichte in den mittleren und unteren Revieren der sächsischen Staatsforsten. Verlag Laux, Tharandt 1925.

Wieler, A., 1905: Untersuchungen über die Einwirkung schwefliger Säure auf die Pflanzen. Berlin.

Williams, W. T., 1949: Studies in stomatal behavior. Ann. Bot. 13, 309.

Wolf, J. O.; West, S. D.; Viereck, L. A., 1977: Xylem pressure potential in black spruce in interior Alaska. Can. J. For. Res. 7, 422 - 428.

Woltz,S. S.; Waters, W. E.; Leonard, D. C., 1971: Effects of fluorides on metabolism and visible injury in cutflower crops ans citrus. Fluoride 4, 30 - 36.

Worall, 1966: Zitiert aus Waring, R. H., 1970: Die Messung des Wasserpotentials mit der Scholander-Methode und ihre Bedeutung für die Forstwissenschaft. Forstw. Cbl. 89, 195 - 200.

Zahn, R., 1963: Über den Einfluß verschiedener Umweltfaktoren auf die Pflanzenempfindlichkeit gegenüber Schwefeldioxid. Zeitschrift f. Pflanzenkrankheiten und -schutz 70, 81 - 95.

Zahner, R.; Donnelly, J. R., 1967: Refining correlations of rainfall and radial rowth in young red pine. Ecology 48, 525.

Zahner, R., 1968: Water deficits and growth of trees. In: Kozlowski, T. T. ad. -Water deficits and plant growth (vol. II). -Academic Press, New York - London, 135 - 185.

Zeidler, G., 1933: Ein Beitrag zur Klärung forstlicher Winterschäden. Dipl.-Arb. d. Fak. f. Forstw. Tharandt.

Zech, W.; Koch, W.; Franz, F., 1971: Nettoassimilation von Kiefernzweigen in Abhängigkeit von Kaliumversorgung und Lichtintensität. Kali-Briefe, Fachgeb. 6, 1. Folge, Febr. 1971.

Ziegler, J., 1975: The effect of sulfur dioxide pollution in plant metabolism. - In: Gunther, F. A. (ed.): Residue Reviews. Residues of Pesticides and Other Contaminants in the Total Environment. Pp. 75 - 105. Springer-Verlag, New York - Heidelberg.

L e b e n s l a u f

15.5.1946	in Hof geboren als zweites von 4 Kindern des Verkaufsleiters Walter Klein und dessen Frau Liddy
1952-1956	Volksschule
1956-1965	Oberrealschule mit Abitur
1966-197o	Studium der Forstwissenschaften in München; Diplomprüfung
197o-1972	Referendarausbildung bei der Bayer. Staatsforstverwaltung mit Großer Forstlicher Staatsprüfung
1972-1974	Stellvertretender Forstamtsleiter, Mitarbeiter im Leitungsdienst, Geschäftsführer des Naturparkes Fränkische Schweiz - Veldensteiner Forst am Forstamt Pegnitz
1974-1978	Forsteinrichtungssektionsführer an der Oberforstdirektion Bayreuth
1978-1981	zuerst Mitarbeiter an der Forstlichen Forschungsanstalt München, sodann an Universität München abgeordnet
seit 1.7.1981	Stellvertretender Leiter des Forstamtes Pegnitz